ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 92

10

ОКТЯБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2007

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Ответственный редактор номера **А. Е. Васильев**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *О. М. Бобылева*, *З. Ю. Иванова* и *Е. В. Шестакова*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 92, № 9: 20.09.2007.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 25.09.2007. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 12.7. Уч.-изд. л. 14.7. Тираж 411 экз. Тип. зак. № 1551. С 213

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

УДК 581.9

© М. А. Березуцкий, А. В. Панин

ФЛОРА ГОРОДОВ: СТРУКТУРА И ТЕНДЕНЦИИ АНТРОПОГЕННОЙ ДИНАМИКИ

M. A. BERESUTSKY, A. V. PANIN. URBAN FLORA: STRUCTURE AND TENDENCIES OF ANTHROPOGENOUS DYNAMICS

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410012 Саратов, ул. Астраханская, 83
Факс (8452) 26-16-96
E-mail: flor1980@mail.ru
Поступила 14.03.2006

Приведен обзор работ по изучению флоры городов. Рассмотрены видовое богатство урбанофлор, их таксономическая и типологическая структуры. Особое внимание уделено антропогенной динамике флор урбанизированных территорий и присутствию в урбанофлорах редких и охраняемых видов растений.
Ключевые слова: урбанофлоры, структура флоры, редкие и охраняемые виды.

Характерной особенностью городских флор, отличающей их от флор естественных, служит повышенный уровень видового богатства, в первую очередь, в субурбанофлоре — на стыке города и естественных сообществ, окружающих его. В основе этого явления лежит несколько причин (Ильминских, Шмидт, 1994). Первая связана с приуроченностью городов к стыкам естественных выделов суши различного ранга, где флористическое разнообразие повышено изначально. Например, к центру Москвы сходятся клиньями различные геоботанические районы (Алехин, 1947), по территории Киева проходит не только граница провинций, но и граница зон растительности (Мильков, 1973), Краков (Польша) расположен на стыке 4 геоботанических провинций (Trzcinska-Tacik, 1979). Во-вторых, повышенное видовое богатство урбанофлор объясняется тем, что процессы вымирания и миграции видов здесь сильно сдвинуты в сторону преобладания последних.

В целом видовое богатство во флорах городов возрастает по мере увеличения населения и расширения урбанофлоры по обратно гиперболической зависимости (Pysek, 1989). Наиболее изучены города Европы. Так, на территории Кельце (Польша) отмечено 1200 видов сосудистых растений (Maciejaczak, Broz, 1992), Казани — 914 (Ilminskich, 1987), в различных урбанофлорах индустриальных центров на юго-востоке Украины число видов составляет 450—900 (Бурда, 1990а, б); флора Цюриха (Швейцария) насчитывает 840 видов (Landolt, 1992), Ульяновска — 782 (Раков, 1992), Иркутска — 743 (Виньковская, 1999), Неаполя (Италия) — 659 (De Natale, La Valva, 2000), Барнаула — 565 (Терехина, Копытина, 1996), Черкесска — 558 (Хубиева, 1999), Пскова — около 500 видов (Судницына, 1997), Владивостока — 466 (без окрестностей) (Нечаева, 1979), Петрозаводска — 408 (без природных включений) (Антипина и др., 1996), Пудожа (Карелия) — 345 (Тимофеева, 1998), Айскирхена (Германия) — 537 видов (Zimmermann-Pawlowsky, 1985). В Поль-

ше для различных городов выявлены следующие показатели — для Сандомежа — 506 видов (H. Kucharchuk, M. Kucharchuk, 1984), Скерневице и Ловича 507 и 448 соответственно (Sowa, Warcholinska, 1987), Сулейова — 493 (Sowa, Warcholinska, 1981a), Радомска — 387 (Sowa, Warcholinska, 1981b), Тихого — 478 видов (Sendek, Wirka, 1978). В чешском городе Границе собрано 436 видов (Unar, 1987).

В остальных частях света изученность урбанофлор гораздо ниже, чем в Европе. В Азии имеются данные по Османобаду (Индия) — 804 вида (Naik, 1979), Шанхаю — 492 (без окрестностей) (Ping-Sheng, 1992). В Окленде (Новая Зеландия) число только адвентивных видов составляет 615 (Esler, Astridge, 1987; Esler, 1988). Малое число видов — 53 для Анкары (Nantz, 1980), 267 для Гаваны (Mielcarek, 1983), 377 для университетского городка Банганора (Индия) (Bathharisch, 2000) — свидетельствует о том, что во внимание там принимается лишь незначительная часть урбанофлоры.

Урбанизированные территории, как правило, имеют четко выраженные пространственную и экотопологическую структуры и соответствующие им комплексы видов. В пространственной структуре прежде всего выделяют собственно город и ближайшие окрестности, незастроенные или с застройкой сельского типа. Этим крупным выделам соответствуют субурбанофлора и урбанофлора (Ильминских, 1994). Внутри собственно города естественная неоднородность среды, носившая мозаичный характер, замещается дифференциацией антропогенной, имеющей уже зональный (концентрический) характер. При этом выделяются зоны старой, новой и новейшей застройки (Ильминских, 1993). Степень трансформации элементов былой геосреды уменьшается от центра к периферии, соответственно меняется и флористическое разнообразие: оно максимально в субурбанофлоре и минимально на границе зон новой и новейшей застройки. Следует учитывать, что многие города имеют полицентрический характер. Для них характерны совершенно другая структура и распределение флористического богатства.

В экотопологической структуре обычно четко различаются 2 выдела: с одной стороны — совокупность экотопов, представляющих остатки былого природного ландшафта, с другой — совокупность антропогенных экотопов. К первым относятся несильно нарушенные участки лесов, степей, лугов. Сюда же примыкают прибрежные экотопы в городах, по территориям которых протекают реки. Так, флора берегов р. Тибр в пределах Римской кольцевой автострады насчитывает 811 видов (Anzalone, 1986), а флора берегов р. Окер в г. Брауншвейге — 311 (Grote, Brandes, 1991).

Среди антропогенных экотопов выделяется несколько классов и групп (Ильминских, 1994). Класс возделываемых экотопов, помимо приусадебной и сельскохозяйственной, включает декоративную группу (парки, скверы, сады, бульвары, газоны, цветники). Флора этой группы особенно богата и по видовому составу часто близка к флоре естественных биотопов. Так, на озелененных территориях Санкт-Петербурга произрастает 645 видов, причем 447 из них — аборигенные (Игнатьева, 1994). Дикорастущая флора Ботанического сада Воронежского государственного университета насчитывает 426 видов (Муковнина, 1988), а Ботанического сада БИН РАН в Санкт-Петербурге (площадь 8 га) — 282 вида (Конечная, Игнатьева, 1996). В отдельных парках и скверах Берлина число дикорастущих видов достигает 335 (Kunick, 1978).

Класс рудеральных местообитаний (Ильминских, 1988) делится на 8 групп.

1. Эррозионная группа занимает обнажения, насыпи, пустыри. В этой группе повышенное видовое разнообразие характерно для пустырей. В частности, на пустырях Эссена (Германия) обнаружено 626 видов (Reidl, 1993), причем

бóльшая часть охраняемых видов, произрастающих здесь, приурочена именно к пустырям.

2. Придорожная группа — линейные типы экотопов вдоль автострад.
3. Железнодорожная группа — линейные типы экотопов вдоль железнодорожных путей.
4. Щелевая группа — щели на асфальтовых и бетонных покрытиях, вдоль поребриков мостовых, пристенные щели.
5. Свалочная группа — свалки, мусорные кучи, развалины.
6. Кладбищенская группа — могилы, межмогильные участки. Эта группа характеризуется высоким видовым разнообразием, так как оно постоянно интродукционно обновляется. В ряде случаев оно даже выше, чем в садах и парках. Так, на кладбищах западной части Берлина обнаружено 690 дикорастущих видов (Graf, 1986), на кладбищах левобережной части Варшавы — 617 (Lisowska et al., 1994), причем отмечается, что наибольшее видовое разнообразие характерно для старых и заброшенных кладбищ.
7. Настенная группа — стены, крыши. Флора стен особенно богата в старых городах тропической и субтропической зон. В частности, в Индии на стенах Найни Тал обнаружено 442 вида сосудистых растений, в том числе 42 вида папоротников (Pangiey, Rawat, 1987), Варанаси — 136 (Varshney, 1971), Сринагар — 87 (Ahmed, Durrani, 1970). Различные типы стен имеют различную флору, что обусловлено физико-химическими особенностями субстрата, но везде отмечается преобладание терофитов.
8. Переуплотненная группа — дворы, стадионы, детские и спортивные площадки, тропы. Это самая бедная видами группа местообитаний.

Следует сказать, что другие авторы (Jackolar, 1990) предлагают иную классификацию.

Для таксономической и типологической структур урбанофлор характерно ослабление их зонально обусловленных черт (Ильминских, Шмидт, 1994). Тем не менее городская флора не становится азональной (Ильминских, 1982). Общий процесс ослабления в урбанофлоре ее зональных черт в городах умеренной зоны проявляется в смещении основных параметров в термоксерическом направлении и в сторону флор, сформировавшихся в экстремальных условиях.

Таксономическая структура городской флоры — это индикатор, позволяющий оценивать степень антропогенной нарушенности данной флоры (ее синантропизации и адвентизации) и особенности флорогенеза. В целом спектр ведущих семейств большинства урбанофлор Европы согласуется (но с некоторыми перестановками семейств) со спектром флоры Голарктики. Так, во флоре Голарктики первые три места занимают семейства *Asteraceae*, *Poaceae* и *Fabaceae*. Например, во флоре Уфы (Ишбирдина, Ишбирдин, 1993) первые три места занимают *Asteraceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae*. Сходные данные имеются и по Петрозаводску, где 3 первых семейства в таксономическом спектре флоры совпадают (Антипина и др., 1996). Во флоре Иркутска лидирующее положение остается за 2 первыми семействами, а сем. *Brassicaceae* опускается на 9-е место, 3-е место занимает сем. *Cyperaceae* (Виньковская, 1999).

Общеизвестно, что при продвижении с севера на юг возрастает роль термофильных семейств, таких как *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae*, *Boraginaceae* и других. Городские флоры опережают зональные закономерности и имеют более термофильный облик, чем флоры естественные, находящиеся в той же зоне. В таксономическом спектре при этом повышается роль семейств *Asteraceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae*, причем этот процесс характерен не только для городов умеренной зоны (Ильминских,

1984; Антипина и др., 1996; Матвеева, 1997), но и для урбанофлор тропиков (Mielcarek, 1983). В урбанофлорах Восточной Европы по сравнению с региональной флорой уменьшается роль семейств *Cyperaceae*, *Ranunculaceae*, *Scrophulariaceae* и возрастает доля семейств *Chenopodiaceae*, *Polygonaceae*, *Fabaceae* (Sudnik-Wojcikowska, 1987; Бурда, 1989; Ильминских, 1989; Антипина и др., 1996). Из других показателей таксономической структуры следует отметить возрастание процента видов, приходящихся на 10 ведущих семейств, индекса *Asteraceae*/*Cyperaceae* и уменьшение значения индекса *Asteraceae*/*Poaceae* (Ильминских, 1993; Судницына, 1997).

В фитоценотическом спектре большинства урбанофлор отмечается повышение роли видов открытых местообитаний за счет снижения роли лесных, болотных и водных видов. В частности, в Пскове преобладают виды открытых травяных группировок (Судницына, 1997); луговые виды и растения открытых местообитаний характерны также для флоры Казани (Ilminskich, 1987), польского города Сулейов (Sowa, Warcholinska, 1981a) и небольших населенных пунктов Нижней Саксонии (Германия) (Brandes, 1990). Снижение роли сильвантов отмечается даже в урбанофлорах лесной зоны — в городах Белоруссии (Парфенов и др., 1985), в Варшаве (Sudnik-Wojcikowska, 1987), а также в Нью-Йорке (Robinson et al., 1994). Но в отдельных городских экотопах, например на кладбищах, лесные виды могут преобладать над видами других естественных группировок (Graf, 1986). Уменьшение роли болотных и водных видов характерно для урбанизированной среды Белоруссии (Парфенов и др., 1985) и городов Вятско-Камского края (Ильминских, 1993). Ведущей же по числу видов ценотической группой в большинстве урбанофлор являются сорные растения (Нечаева, 1979; Барабаш, Камаева, 1984; Sowa, Warcholinska, 1981a; Швецов, 1992; Ping-Sheng, 1992, и др.), хотя различные авторы по-разному понимают объем этой группы.

В биоморфологическом спектре урбанофлор наблюдается увеличение доли терофитов и уменьшение — хамефитов и криптофитов. Так, терофиты составляют 25.2 % во флоре городов юго-восточной Украины (Бурда, 1991), 40 % — на берегах р. Тибр в Риме (Anzalone, 1986). Доля хамефитов и криптофитов снижена в Казани (Ilminskich, 1987), Уфе (Ишбирдина, Ишбирдин, 1993) и в урбанизированной среде юго-востока Украины (Бурда, 1991). Однако эта группа хорошо представлена на кладбищах западной части Берлина (Graf, 1986). Во флоре Астрахани (полупустынная зона) преобладают гемикриптофиты (42 %) и терофиты (23.7 %), а доля криптофитов, фанерофитов и хамефитов значительно снижена по сравнению с флорой природных территорий (Старцева, 2000).

В географическом спектре урбанофлор умеренной зоны Европы возрастает вес древнесредиземноморских (в широком понимании) видов. Это констатируется для Казани (Ильминских, 1984) и польских городов Сулейов, Лович и Скорневице, где большую долю составляют южноевропейские и западноазиатские виды (Sowa, Warcholinska, 1981a, 1987).

В гидротипической структуре урбанофлор Восточной Европы отмечается снижение роли гидро- и гигрофильного компонентов и повышение доли ксерофильных видов, причем ксерофитизация урбанофлор характерна не только для степной зоны (Бурда, 1991), но также для городов лесной и таежной зон (Ильминских, 1984; Ишбирдина, Ишбирдин, 1993; Антипина и др., 1996). Даже в таежной зоне на антропогенных местообитаниях Петрозаводска появляются ксерофиты, насчитывающие 7 % от общего объема флоры (Тойвонен, Дементьева, 1999).

В биологическом отношении в урбанизированной среде преимущество получают синэкологические автономные виды (авто- и анемофильные) по сравнению с синэкологически связанным (симбиотрофные, энтомофильные) (Ильминских, 1993).

Еще одной особенностью урбанофлор является богатство ее таксономического состава гибридогенными формами (Бочкин, 1994; Ильминских, Шмидт, 1994). Это обусловлено как первоначальным заложением города в областях флористических аномалий, так и главным образом интенсивными процессами интродукции и индукции близкородственных видов.

Важной чертой городской флоры являются высокая динамичность и лабильность ее видового состава, из-за чего разные «хронологические срезы» урбанофлор имеют друг с другом весьма малое сходство. В этом процессе следует различать две слагающие: целенаправленное формирование видового состава флоры (моделирование) и нецеленаправленное, стихийное, сопутствующее (модификация) (Ильминских, Шмидт, 1994). К первой составляющей относятся культивируемые виды, которые, как известно, в состав флоры не включаются. Хотя в последнее время в отдельных городах начата работа по искусственному заселению урбанизированных территорий местными видами (Банник, Яшина, 1990). Моделирование флоры, несомненно, влияет на ее модификацию посредством дичания культивируемых видов. Доля дичающих интродуцентов в городской флоре весьма значительна: например, в Казани они составляют 10 % от всей флоры (Ильминских, 1993). Огромную роль в динамике урбанофлор играет индукция или непреднамеренный занос. В частности, во флоре Москвы адвентивные виды составляют около 30 %, многие из которых являются ксенофитами (Швецов, 1992).

В целом динамические показатели урбанофлор зависят от промежутка времени и степени антропогенного воздействия. Например, в Казани за 80 лет из флоры выпало 137 видов и появилось 323 новых, т. е. за 80 лет городская флора обновила свой состав наполовину (Ильминских, Шмидт, 1994), на территории Уфы за 80 лет исчезло 172 вида и появилось 77 новых (Ишбирдина, Ишбирдин, 1993), из флоры Курска и его окрестностей за 100 лет исчезло 115 видов из 42 семейств (Полуянов, 2001).

Особенно детально динамика урбанофлор изучена в странах Западной Европы. Из флоры Цюриха за 150 лет исчезло 130 видов и появилось 350 новых (Landolt, 1992), из флоры Варшавы за 150 лет исчезло 15 % видов (Sudnik-Wojcikowska, 1987), с территории Познани исчезло 11.6 % видов (Jackowiak, 1992). Для городов Германии приводятся следующие данные: флора Берлина за 100 лет лишилась 124 видов (Scholz, 1960; Sukopp, 1966; Zimmermann, 1981), из флоры Лейпцига исчезло 242 вида (Gutte, 1990), из флоры Брауншвейга за 75 лет — 51 вид (Brandes, Hartwich, 1976). Сравнение флористических списков Мюнстера, составленных в 1949, 1972 и 1980 гг., показало обеднение флоры, особенно в период 1972—1980 гг. (Godde, 1982). В итальянском городе Павия исчезло 70 видов и появилось 118 новых (Pavan et al., 1990). Аналогичные процессы наблюдаются в Париже (Duhamel, 1991), Хельсински (Erkamo, 1979), Братиславе (Ferakova, Jarolimek, 1987; Ferakova, 1988). В других частях света особенно высокий процент исчезнувших видов (40 %) отмечается для о-ва Статен, входящего в агрегацию Нью-Йорка и занятого городской застройкой (Robinson et al., 1994).

С целью более детального изучения влияния антропогенного пресса на урбанофлору предлагается отслеживать ряд параметров на пробных площадках в разных районах города (Sudnik-Wojcikowska, 1991). Детальное и долговременное слежение за видовым составом урбанофлор позволит разделить все виды по степени толерантности к урбанизированной среде на несколько групп, причем предлагается их выделять не только по отношению к антропогенному воздействию в целом (Frank, Klotz, 1990), но и применительно к конкретному типу антропогенных местообитаний: урбанофобы, урбанонейтралы, урбанофилы (Ильминских, 1988).

Необходимо отметить, что Н. Г. Ильминских (1993) на материале городов Вятско-Камского края приходит к выводу, что по мере исторического развития городов сходство их флор уменьшается из-за различного состава вымирающих таксонов и иммигрантов.

Самым динамичным компонентов любой флоры и урбанофлоры особенно является ее адвентивная фракция. Последняя изучена гораздо лучше, чем урбанофлоры в целом. Адвентивная составляющая урбанофлор всегда довольно высока как в абсолютном, так и в процентном отношении. Так, во флоре Воронежа насчитывается около 300 видов адвентивных растений из 45 семейств (Барабаш, Камаева, 1984), что составляет примерно 25 % от общего объема флоры (Григорьевская, 2000). Современная адвентивная флора небольшого немецкого города Люхова насчитывает 170 видов, из них 53 — археофиты, 41 — натурализовавшиеся неофиты, остальные — неофиты с неясным распространением (Dietmar, 2001). Во флоре Томска насчитывается 136 адвентивных видов. По способу иммиграции преобладают ксенофиты (70.6 %), эргазиофигофитам принадлежит лишь 23.5 %; 8 видов (10.88 %) имеют неопределенный статус ксеноэргазиофитов.

На территориях многих городов отмечается произрастание редких и охраняемых видов растений. Характерно, что они приурочены к самым различным экотопам. Так, в Петрозаводске большая часть редких и охраняемых видов (*Androsace septentrionalis*, *Anemonoides ranunculoides*, *Ficaria verna*, *Campanula latifolia* и др.) приурочена к фрагментам естественной растительности (Антипина и др., 1996). В этих же местообитаниях произрастают редкие виды флоры Знаменского (Москва) (Куваев и др., 1992). В скверах и парках восточной части Берлина обнаружено 162 вида из 472 списка охраняемых растений окрестностей этого города (Kunick, 1978). В парках и скверах Киева отмечено произрастание ряда охраняемых весенних эфемероидов (Любченко, 1988). На кладбищах западной части Берлина встречается 128 охраняемых видов (Craf, 1986). Развалины замков в Гарце (Германия) стали местообитанием некоторых редких видов (*Daphne mezereum*, *Ophrys insectifera*, *Orchis purpurea*) (Brandes, 1990), причем *Helleborus viridis* очень тесно связан именно с этим типом экотопов. На стенках г. Монте-Сан-Анжело (Италия) отмечаются местонахождения даже узколокальных эндемиков (Pedrotti, 1988). Все это говорит о необходимости включения в систему особо охраняемых территорий и фрагментов урбанизированных ландшафтов, ставших прибежищем редких и охраняемых видов (Ильминских, Тарасова, 1992).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алехин В. В. Растительность и геоботанические районы Московской и сопредельных областей. М., 1947. 79 с.

Антипина Г. С. Урбанофлора Карелии. Петрозаводск, 2002. 200 с.

Антипина Г. С., Тойвонен И. М., Марковская Е. Ф. и др. Флора сосудистых растений города Петрозаводска // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 10. С. 63—68.

Банник Э. В., Яшина С. Г. Сохранение редких и исчезающих видов дикорастущих растений для реконструкции фитоценозов // Биоценозы окрестностей Пущино. Пущино, 1990. С. 130—142.

Барабаш Г. И., Камаева Г. М. Рудеральная флора г. Воронежа // Матер. совещ. «Состояние и перспективы исследований флоры средней полосы европейской части СССР». М., 1984. С. 77—78.

Бочкин В. Д. Сравнительный анализ парциальных флор трех железных дорог г. Москвы // Матер. совещ. «Актуальные проблемы сравнительного изучения флоры». СПб., 1994. С. 276—296.

Бурда Р. И. Направленное формирование флоры при ее антропогенной трансформации // Интродукция и акклиматизация растений. 1989. № 12. С. 9—14.

Бурда Р. И. Окультуренные флоры-изоляты как тип антропогенной трансформации аборигенной флоры // Тез. докл. «Охрана, обогащение, воспроизводство и использование растительных ресурсов». Ставрополь, 1990б. С. 13—15.

Бурда Р. И. Урбанофлоры индустриальных центров на юго-востоке Украины // Тез. докл. «Пром. ботаника: состояние и перспективы развития». Киев, 1990а. С. 57—58.

Бурда Р. И. Антропогенная трансформация флоры. Киев, 1991. 168 с.

Виньковская О. П. Состав флоры г. Иркутска // Матер. Междунар. конф. «Разнообразие растительного покрова Байкальского региона». Улан-Удэ, 1999. С. 11—12.

Григорьевская А. Я. Флора города Воронежа. Воронеж, 2000. 200 с.

Игнатьева М. Е. Флора озелененных территорий Санкт-Петербурга // Бюл. ГБС РАН. 1994. № 169. С. 31—35.

Ильминских Н. Г. Анализ городской флоры (на примере флоры города Казани): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1982. 20 с.

Ильминских Н. Г. Особенности флорогенеза в условиях урбанизированной среды // Матер. совещ. «Состояние и перспективы исследования флоры средней полосы европейской части России». М., 1984. С. 56—57.

Ильминских Н. Г. Классификация флоры сельскохозяйственного и селитебного ландшафтов по происхождению и отношению к культуре // Агрофитоценозы и экологические пути повышения их стабильности и продуктивности. Ижевск, 1988. С. 129—131.

Ильминских Н. Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 36 с.

Ильминских Н. Г. Экологические и флористические градиенты в урбанизированной среде // Матер. совещ. «Проблемы изучения синантропной флоры СССР». М., 1989. С. 3—5.

Ильминских Н. Г. Экотопологическая структура городской флоры // Матер. совещ. «Актуальные проблемы сравнительного изучения флор». СПб., 1994. С. 269—276.

Ильминских Н. Г., Тарасова Е. М. К охране фитогенофонда урбанизированной флоры // Вестн. Удм. ун-та. 1992. № 3. С. 90—93.

Ильминских Н. Г., Шмидт В. М. Специфика городской флоры и ее место в системе других флор // Матер. совещ. «Актуальные проблемы сравнительного изучения флор». СПб., 1994. С. 261—269.

Ишбирдина Л. М., Ишбирдин А. Р. Динамика флоры города Уфы за последние 60—80 лет // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 3. С. 1—10.

Конечная Г. Ю., Игнатьева М. Е. Дикорастущие травянистые растения парка Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 3. С. 96—105.

Куваев В. Б., Шелгунова М. Л., Константинов Л. К. Флора окрестностей Знаменского. Опыт долговременного мониторинга и сохранения урбанизируемой флоры Подмосковья. М., 1992. 197 с.

Любченко В. М. Дикорастущие весенние эфемероиды зеленых насаждений Киева // Охрана, изучение и обогащение растительного мира. 1988. № 15. С. 75—78.

Матвеева Н. В. К анализу флоры центральной части города Самары // Матер. совещ. «Флора и растительность Средней России». Орел, 1997. С. 25.

Мильков Ф. Н. Человек и ландшафты: очерки антропогенного ландшафтоведения. М., 1973. 224 с.

Муковнина З. П. Дикорастущая флора ботанического сада Воронежского университета // Интродукция растений в Центральном Черноземье. Воронеж, 1988. С. 103—109.

Нечаева Т. И. Городская флора Владивостока (предварительный список) // Изучение флоры и растительности Дальнего Востока. ДЕП ВИНИТИ № 1799-79. Владивосток, 1979. С. 91—132.

Парфенов В. И., Ким Г. А., Рыковский Г. Ф. Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии. Минск, 1985. 294 с.

Полуянов А. В. Флора г. Курска и его окрестностей: некоторые изменения за 100 лет // Матер. научн. совещ. «Флористические исследования в Центральной России на рубеже веков». М., 2001. С. 105—107.

Раков Н. С. Современная флора города Ульяновска и его окрестностей и тенденции ее развития // Экологич. вестн. Чувашии. 1992. № 15. С. 67—68.

Старцева Е. А. Анализ жизненных форм во флоре г. Астрахани // Тез. докл. «Итоговая научн. конф. АГПУ». Астрахань, 2000. С. 19.

Судницына Д. Н. Флора г. Пскова // Матер. совещ. «Флора и растительность Средней России». Орел, 1997. С. 21—22.

Терехина Т. А., Копытина Т. М. Конспект флоры г. Барнаула // Флора и растительность Алтая. Барнаул, 1996. С. 115—128.

Тимофеева В. В. Особенности флоры малого таежного города (на примере г. Кондопога, Карелия) // Тез. докл., представл. II (X) делегатскому съезду Рус. Бот. Общ. «Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков». СПб., 1998. Т. 2. 229 с.

Тойвонен И. М., Дементьева Е. В. Основные экологические показатели сосудистых растений флоры г. Петрозаводска // Тез. Междунар. науч. конф. «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии». Петрозаводск, 1999. 256 с.

Хубиева О. П. Флора сосудистых растений г. Черкесска // Вестн. Кабардино-Балкарского гос. ун-та. Сер. биол. науки. 1999. № 3. С. 56—61.

Швецов А. Н. Флора г. Москвы // Тез. совещ. «Состояние растительных ресурсов Восточной Европы». Ульяновск, 1992. С. 113—114.

Ahmed M., Durrani P. The flora of the walls in Srinagar // Bot. Jahrb. Syst., Pflanzengesch. und Pflanzengeogr. 1970. Bd 89. Hf. 4. S. 608—615.

Anzalone B. La flora vascolaire spantanra delle rive del Tevere e suoi affenenti entro Roma // Ann. Bot. 1986. Vol. 44. P. 1—46.

Batchharisch B. Flora of the Indian Institute of Science campus // J. Indian Inst. Sci. 2000. Vol. 80. N 6. P. 519—529.

Brandes D. Die Flora der Dörfer unter besonderer Berücksichtigung von Nidersachsen // Braunschw. naturk. Schr. 1990. Bd 3. Hf 3. S. 569—593.

Brandes D., Hatwich W. Verluste der Stadtflora von Braunschweig zwischen 1900 und 1975 // Gotting. Florist. Rundbriefe. 1976. Bd 9. Hf 4. S. 123—127.

De Natale, La Valva. La flora di Neapoli I. Quadrietiri della citra // Webbia. 2000. N 2. P. 271—373.

Dietmar B. Die Ruderalflora der Kleinstadt Luchov // Braunschw. Naturk. 2001. N 2. S. 455—483.

Duhamek G. La flore du pave de Paris en 1990 // Cah. Natur. 1991. T. 47. N 4. P. 81—86.

Erkamo V. Helsingin vanhankaupugin kulttuurinseuralaiskasviston taantumisesta // Luonnon tutkija. 1979. Vol. 83. N 1. P. 4—5.

Esler E. The naturalisation of plant in urban Auckland, New Zeland. 4. The nature of the naturalised species // New Zeland Journ. Bot. 1988. Vol. 26. N 3. P. 345—385.

Esler E., Astridge S. The naturalisation of plant in urban Auckland, New Zeland. 2. Records of introduction and naturalisation // New Zeland Journ. Bot. 1987. Vol. 25. N 4. P. 523—537.

Ferakova V. Flora Bratislavy, dynamila jej zmien a valorizacia // Acta fac. rerum natur. Univ. Comen. 1988 (1991). Vol. 14. P. 3—11.

Ferakova V., Jarolimek I. Anthropogenic changes in flora and vegetation of Bratislava // Wiss. Beitr. M.-Luther Univ. Halle — Wittenberg, 1987. Hf 26. S. 145—157.

Frank D., Klotz S. Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. Halle, 1999. 167 S.

Godde M. Veränderung der ruderalen Flora des engeren Stadtgebietes von Münster im Zeitraum von 35 Jahren // Natur und Heimat. 1982. Bd 42. Hf 4. S. 39—44.

Graf A. Flora und Vegetation der Friedshofe in Berlin (west) // Bot. Ver. 1986. Bd 5. 210 s.

Grote S., Brandes D. Die Flora inner stadtlicher Flussufer — dargestellt am Beispil der Okeufer in Braunschweig // Braunschw. Naturk. Schr. 1991. Bd 3. Hf 4. S. 905—926.

Gutte P. Der Florenwandel im Stadtgebiet von Leipzig // Teuxenia. 1990. Hf 10. S. 57—65.

Hantz T. Controbution to the knowledge of the synanthropic flora of Ankara, Turkey // Fragm. Florist. Geobot. 1980. Bd 26. N 2—4. S. 265—270.

Ilminskich N. Die Analise der Flora der Stadt Kazan. 1 // Wiss. M. Luther Univ. Halle. Wittenberg, 1987. Bd 36. Hf 3. S. 39—47.

Jackolar B. Differentiation of vascular plants flora in various urban-use zones of Poznan // Proc. Int. Symp. «Urban Ecol. Stud. Cent. and East Eur». Wroclaw, 1990. P. 36—38.

Jackowiak B. Rozmieszenie roslin naczyniowych na terenie miasta Poznania // Bad. fizjogr. Pol. 1992. Vol. 41. P. 5—40.

Kucharchuk H., Kucharchuk M. Naczynowa flora synanthropijna Sandomierza // Ann. UMCS. 1984. Vol. 39. P. 173—186.

Kunick W. Flora und Vegetation stadtlicher Parkanlagen // Acta Bot. Slov. 1978. Vol. 3. P. 455—463.

Landolt E. Veränderungen der Flora der Stadt Zürich in der letzten 159 Jahren // Bauhinia. 1992. Bd 10. S. 149—164.

Lisowska M., Sudnik-Wojcikowska B., Galera H. Flora cmentarzy lewobrzzeznej Warszawy — wybrane aspekty analizy suedliskowej // Fragm. florist. geobot. Ser. pol. 1994. N 1. P. 19—31.

Maciejaczak B., Broz E. Changes in the vascular flora of the city and suburban zone of Kielce (Central Poland) // Veröff. Geobot. Inst. ETH. 1992. N 107. P. 374—385.

Mielcarek R. Breve analisis de la flora ruderal de calles, caminos, y sus orillas de la ciudad de la Habana // Rev. Jard. Bot. nac. 1983. Vol. 4. N 1. P. 11—174.

Naik V. The flora of Osmanobad. Aurangabad, 1979. 466 p.

Pangiey Y., Rawat G. Studies on the wall flora of Naini Tal // J. Econ. Taxon Bot. 1987. Vol. 9. N 1. P. 209—229.

Pavan A., Valcuvia P., Vittadini Z. La flora del centro storico di Pavua // Atti Ust. bot. Lab. crittod. Univ. 1990. Vol. 9. P. 7—26.

Pedrotti F. Über das Vorkommen von Fels- und Mauer-Chasmophyten in Monte S. Angelo (Gargano, Italien) // Flora. 1988. Bd 190. Hf 1—2. S. 145—152.

Ping-Sheng H. The characteristics of the flora of Shanghai // Rheedea. 1992. Vol. 2. N 1. P. 52—54.

Pysek A. On the richness of central Europaean urban flora // Preslia. 1989. Vol. 61. N 4. P. 329—334.
Reidl K. Zur Gefässpflanzenflora der Industrie- und Gewerbegebiete des Ruhrgebieres — Ergeibnisse aus Essen // Descheniana. 1993. Hf 146. S. 39—55.
Robinson G., Yurlina M., Handel S. A century of change in the staten Island flora: Ecological correlates of species losses and invasions // Bull. Torrey Bot. Club. 1994. Vol. 121. N 2. P. 119—129.
Scholz H. Die Veränderungen in der Ruderalflora Berlins. Ein Beitrag zur Jungsten Florengeschichten // Willdenowia. 1960. Bd 2. Hf 3. S. 379—397.
Sendek A., Wirka S. Flora ruderalna miasta Tychy na tle jego rozwoju // Zesz. przyr. OT PN opolu. 1978. N 18. P. 19—35.
Sowa R., Warcholinska U. Flora synanthropijna Sulejowa i Podklasztorza // Acta UL. Folia Bot. 1981a. N 1. P. 77—131.
Sowa R., Warcholinska U. Flora synanthropijna Radowska // Spraw. czyni. i pos. nauk. LTN. 1981b. Vol. 35. N 7. P. 1—8.
Sowa R., Warcholinska U. Flora synanthropijna Lowicza i Skierniewic // Acta UL. Folia Bot. 1987. N 5. P. 109—164.
Sudnik-Wojcikowska B. Dynamik der Warschauer Flora in der letzten 150 Jahren // Gleditschia. 1987. Bd 15. Hf 1. S. 7—23.
Sudnik-Wojcikowska B. Sinanthropisation indices of urban floras: an attempt at definition and assessment // Acta Soc. Bot. Pol. 1991. Vol. 60. N 1—2. P. 163—185.
Sukopp H. Verluste der Berliner Flora wärend der letzten hundert Jahre // Sitzungsber. Gesellsch. Naturrorsch. Freunde. Berlin. 1966. Bd 6. Hf 1—3. S. 126—136.
Trzcinska-Tacik H. Flora synanthropijna Krakova // Rozpr. habil. UL. 1979. Vol. 32. P. 1—278.
Unar J. Kvetena synanthropich stanovist v Hranicich // UEJP brun. 1978. Vol. 17. N 8. P. 447—468.
Varshney C. Observations on the Varanasi wall flora // Vegetatio. 1971. Vol. 22. N 6. P. 355—372.
Zimmermann F. Beobachtungen der Flora im Bereich von Berlin (west) in den Jahren 1947 bis 1981 // Verh. Berlin Bot. Ver. 1981. Bd 1. S. 1—240.
Zimmermann-Pawlowsky A. Flora und Vegetation von Euaskirchen und ihre Veränderung in den letzten 70 Jahren // Decheniana. 1985. Bd 138. S. 17—37.

SUMMARY

The review of works of domestic and foreign authors on research of urban floras is given. The species richness of urban floras, their taxonomical and typological structures are considered. A special attention is given to anthropogenous dynamics of floras of urbanized areas and presence of rare and protected plant species in the floras. The geographical distribution of the urban flora researches in the world is shown.

УДК 581.8-582.89

© Е. Л. Котина, А. А. Оскольский

АНАТОМИЯ КОРЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *APIOPETALUM* И *MACKINLAYA* (*APIALES*)

E. L. KOTINA, A. A. OSKOLSKI.

BARK ANATOMY OF *APIOPETALUM* AND *MACKINLAYA* (*APIALES*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: kotikat@yandex.ru; oskolski@yandex.ru
Поступила 28.12.2006

Исследовано анатомическое строение коры 2 видов *Apiopetalum* и 2 видов *Mackinlaya*, традиционно относимых к сем. *Araliaceae*, но сближаемых с сем. *Apiaceae* по ряду морфологических признаков и по данным молекулярной филогенетики. Близость обоих исследованных родов к *Araliaceae* и *Myodocarpaceae* и с меньшей определенностью к *Apiaceae* находит подтверждение в наличии и характере распределения вертикальных секреторных каналов в кортексе и вторичной флоэме. Вместе с тем кора *Apiopetalum* имеет и ряд своеобразных черт (наличие кристаллического песка в паренхимных клетках при почти полном отсутствии друз оксалата кальция в них, наличие кристаллоносных паренхимных клеток в составе волокнистых пучков первичной флоэмы), по которым этот род отличается не только от *Mackinlaya*, но и от всех изученных представителей порядка *Apiales*. В лубяных лучах *Mackinlaya macrosciadea* в отличие от лучей в древесине этого же вида найдены радиальные секреторные каналы. Их присутствие позволяет предположить, что процессы формирования радиальных каналов по разные стороны от камбия жестко не сопряжены друг с другом.

Ключевые слова: кора, анатомия, филогения, *Apiopetalum*, *Mackinlaya*, *Araliaceae*, *Apiaceae*, *Apiales*.

Близкое родство между аралиевыми (*Araliaceae*) и зонтичными (*Apiaceae*, или *Umbelliferae*) не вызывает серьезных сомнений у ботаников. В подавляющем большинстве систем цветковых растений (за исключением системы Hutchinson (1967, 1973)) оба эти семейства рассматриваются в составе одного порядка, который у разных авторов получал названия *Umbellales*, *Cornales*, *Araliales* или *Apiales* (Plunkett et al., 2004). Вместе с тем конкретные филогенетические связи между *Araliaceae* и *Apiaceae* остаются дискуссионными. Для их прояснения особый интерес представляет изучение своеобразных родов *Mackinlaya* F. Muell. и *Apiopetalum* Baill., которые сочетают ряд характерных признаков обоих семейств.

К роду *Apiopetalum* относятся 2 вида, эндемичных для Новой Каледонии. Они представлены невысокими (до 6 м выс.) довольно сильно ветвящимися деревьями с утолщенными продолговатыми простыми листьями и крупными сложными зонтиковидными соцветиями (Oskolski, Lowry, 2000; Lowry et al., 2001; Frodin, Govaerts, 2003). К роду *Mackinlaya* принадлежит 5 видов, 2 из которых произрастают в Квинсленде (Австралия), а 3 распространены от Соломоновых островов и Новой Гвинеи до Сулавеси и Филиппин (Philipson, 1951, 1979). Виды рода *Mackinlaya* — симподиально ветвящиеся кустарники с пальчатоперистыми или пальчатосложными листьями (Oskolski, Lowry, 2000; Lowry et al., 2001; Frodin, Govaerts, 2003).

Apiopetalum и *Mackinlaya* традиционно рассматриваются как обособленная группа (триба *Mackinlayeae* Benth.) в составе сем. *Araliaceae*. Вместе с тем такие признаки этих родов, как отогнутые наружу лепестки с узкими основаниями, створчато сложенные внутри бутона, а также характерные для *Mackinlaya* черешки со стеблеобъемлющими основаниями и бикарпеллярный плод со слившимися вентральными пучками, напоминающий вислоплодник, указывают на их близость к *Apiaceae*. На основании этих признаков некоторые исследователи (Philipson, 1970; Rodriguez, 1957, 1971) рассматривали *Apiopetalum* и *Mackinlaya* как возможное промежуточное звено между аралиевыми и зонтичными.

Молекулярно-филогенетические исследования показали, однако, что картина не столь однозначна. Анализ данных о хлоропластных последовательностях *mat*K и *rbc*L, проведенный G. M. Plunkett с соавт. (1997), выявил близость *Mackinlaya* к *Centella* L. и *Micropleura* Lag., традиционно относимыми к подсем. *Hydrocotyloideae* в составе *Apiaceae*. Эта обособленная монофилетическая группа («*Mackinlaya* group») трактовалась авторами как остаток изолированной ветви *Apiales*, берущей начало от общего предка с *Araliaceae* и *Apiaceae*. Дальнейшие исследования (Plunkett, Lowry, 2001; Chandler, Plunkett, 2004) подтвердили родство *Mackinlaya* с *Apiopetalum* (у Plunkett с соавт., 1997, этот род не был включен в анализ) и выявили их связи еще с 3 родами *Hydrocotyloideae* — *Actinotus* Lab., *Platysace* Bunge и *Xanthosia* Rudge. При этом G. T. Chandler и G. M. Plunkett (2004) показали, что «*Mackinlaya* group» четко обособлена от типичных *Araliaceae* и выступает как базальная группа по отношению к крупной кладе, в которую попадает подавляющее большинство *Apiaceae* (*Apioideae*, *Saniculoideae* и «*Azorella* group», включающая ряд представителей *Hydrocotyloideae*). Исходя из этих результатов, Plunkett с соавт. (2004) предложили выделить *Mackinlaya*, *Apiopetalum*, *Centella*, *Micropleura*, *Actinotus*, *Platysace* и *Xanthosia* в подсем. *Mackinlayoideae* Plunkett et Lowry в составе сем. *Apiaceae*.

Молекулярные данные, однако, не позволяют пока однозначно установить тот таксон, от которого берет начало «*Mackinlaya* group», а значит, и вся клада, соответствующая *Araliaceae*. Анализ последовательностей *mat*K и *rbc*L (Chandler, Plunkett, 2004) показывает, что базальное положение по отношению к ним занимают *Myodocarpus* Brongn. et Gris и *Delarbrea* Vieill. Эти 2 близких рода традиционно относились к *Araliaceae*, но недавно были выделены в самостоятельное сем. *Myodocarpaceae* Doweld (Plunkett, Lowry, 2001; Doweld, 2001; Plunkett et al., 2004). Анализ же комбинированной матрицы данных по хлоропластным (*mat*K и *rbc*L) и ядерным (26S rDNA) маркерам указывает на то, что базальной группой для *Araliaceae* (включая *Mackinlaya* и *Apiopetalum*) выступают *Pittosporaceae* (Chandler, Plunkett, 2004). Непосредственных же связей *Mackinlaya* и *Apiopetalum* с типичными *Araliaceae* («core *Araliaceae*») молекулярными методами выявлено не было.

Таким образом, существующие на сегодняшний день представления о филогении *Apiales* явно нуждаются в доработке, в связи с чем особый интерес представляет уточнение родственных связей *Mackinlaya* и *Apiopetalum* на основе сравнительно-анатомических и морфологических данных. Анатомия и морфология представителей этих 2 родов (равно как и других таксонов, сближаемых с ними) изучена, однако, очень слабо. Данные о первичном строении стеблей *Apiopetalum* и *Mackinlaya* приводятся в работе R. Viguier (1906), структура их древесины была исследована A. A. Oskolski и P. P. Lowry II (2000).

Настоящая работа ставит своей целью сравнительно-анатомическое исследование коры представителей *Mackinlaya* и *Apiopetalum*. К сожалению, структура коры у древесных представителей сем. *Apiaceae* (в том числе и сближаемых с «*Mackin-*

laya group») изучена крайне слабо, что не позволяет пока использовать данные по ее анатомии для сколько-нибудь завершенного анализа филогенетических связей *Mackinlaya* и *Apiopetalum*. Мы считаем, однако, что эти 2 чрезвычайно интересных таксона заслуживают отдельного анатомического исследования.

Материал и методика

Материалом для работы послужили образцы коры *Apiopetalum* и *Mackinlaya*, собранные А. А. Оскольским совместно с P. P. Lowry II и G. M. Plunkett в декабре 1996—январе 1997 г. в Новой Каледонии и в Квинсленде (Австралия) (табл. 1). Все образцы сопровождаются гербарными экземплярами, находящимися в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова в С.-Петербурге (LE), а также в ряде других гербариев (P, NOU, MO, QRS).

Фрагменты стеблей с корой были взяты у каждого растения непосредственно возле верхушек побегов, в зоне образования молодой перидермы и на многолетних участках, покрытых полностью сформированной перидермой. Образцы фиксировались в ФСУ (формалин — 3 части, спирт этиловый 96 % — 1 часть, ледяная уксусная кислота — 0.3 части) и перекладывались на хранение в 70%-й этиловый спирт. Поперечные, тангентальные и радиальные срезы были изготовлены с помощью замораживающего микротома. Полученные срезы окрашивались крезил-виолетом или сафранином с водным синим по стандартным методикам (Барыкина и др., 2000). Приготовленные таким образом препараты исследовали под световым микроскопом. Все измерения производили непосредственно на срезах с помощью калиброванного окуляр-микрометра.

Результаты

Apiopetalum

Эпидерма *A. glabratum* образована 1 слоем изодиаметрических округлых клеток со слегка утолщенными наружными стенками (табл. I, *1*); на ее поверхности встречаются многоклеточные трихомы, в том числе железистые (табл. I, *2*, *3*). У исследованного нами образца *A. velutinum* эпидерма отсутствует.

ТАБЛИЦА 1

Исследованные образцы коры

Вид	Номер образца, коллектор	Местонахождение
Apiopetalum glabratum Baill.	4798 P. P. Lowry II	Новая Каледония, гора Me Ori, выс. 880 м над ур. м.
A. velutinum Baill.	4700 P. P. Lowry II	Новая Каледония, гора Mou, выс. 1160 м над ур. м.
Mackinlaya confusa Hemsl.	1512 G. M. Plunkett	Австралия, Квинсленд, заповедник Bellenden Ker, выс. 700 м над ур. м.
M. confusa Hemsl.	1549 G. M. Plunkett	Австралия, Квинсленд, у водопада Isabella Falls, около 30 км СЗ от Cooktown, выс. 180 м над ур. м.
M. macrosciadea (F. Muell.) F. Muell.	1526 G. M. Plunkett	Австралия, Квинсленд, возле Gillies Lookout road

Перидерма закладывается субэпидермально. Феллема состоит из 4—10(16) слоев изодиаметрических и радиально-уплощенных клеток, наружные тангентальные стенки которых уплощены. Феллодерма образована 3—5 (до 7 у *A. glabratum*) слоями радиально уплощенных тонкостенных клеток (табл. I, *4*); у *A. glabratum* стенки некоторых клеток склерифицируются (табл. I, *4*). У обоих видов в клетках феллодермы встречается кристаллический песок, а у *A. glabratum* иногда присутствуют и одиночные призматические кристаллы. На участках ствола диаметром более 3 см образуется ритидом, состоящий из 10—16 слоев феллемы, окружающих линзовидные фрагменты облитерированной вторичной флоэмы.

Первичная кора. Кортикальная колленхима уголково-пластинчатая, образует прерывистую тангентальную полосу шириной 3—5 слоев клеток (до 8 слоев у *A. velutinum*). Тангентальный диаметр этих клеток 20—45 мкм у *A. glabratum* и 30—70 мкм у *A. velutinum*, некоторые клетки содержат кристаллический песок (табл. I, *1*). Между полосой кортикальной колленхимы и примыкающей к ней паренхимой наблюдается плавный переход.

Кортикальная паренхима образована 20—50 слоями клеток с крупными межклетниками. Клетки вытянуты в радиальном направлении (их радиальный диаметр 40—100 мкм) или изодиаметрические. Тангентальный диаметр клеток паренхимы составляет 30—50 мкм (до 80 у *A. velutinum*). В отдельных клетках паренхимы встречается кристаллический песок, а у *A. glabratum* в них очень редко присутствуют друзы. В кортикальной паренхиме разбросаны вертикальные секреторные каналы (табл. I, *5*), выстланные одним слоем из 4—6 (до 9 у *A. glabratum*) эпителиальных клеток, тангентальный диаметр просветов каналов составляет 20—50 мкм у *A. velutinum* и 30—90 мкм у *A. glabratum*. В более старых частях растения происходит дилатация паренхимных клеток. Они делятся антиклинально и растягиваются в тангентальном направлении, некоторые из них склерифицируются.

Волокна первичной флоэмы образуют группы из 10—50. Стенки волокон утолщенные, слоистые: в них отчетливо различим внутренний желатинозный слой. Наряду с волокнами в составе первичной флоэмы встречаются тонкостенные паренхимные клетки, содержащие кристаллический песок (табл. I, *6*).

Вторичная флоэма молодых стеблей нарастает приблизительно с той же скоростью, что и вторичная ксилема (на поперечном срезе ширина луба у них примерно равна ширине древесины), и достигает значительной толщины (7—10 мм) у стеблей диаметром 100—120 мм. В структуре вторичной флоэмы различаются тангентальные полосы шириной 4—8 слоев клеток у *A. velutinum* и 6—12 слоев у *A. glabratum*, состоящие из ситовидных трубок, клеток-спутников и осевой паренхимы и чередующиеся с ними полосы шириной 4—8 (до 10) слоев клеток, образованные вертикальными секреторными каналами и их паренхимными обкладками (табл. I, *7*).

Ситовидные трубки широкие (диаметр до 40 мкм), длина их члеников составляет 540—1130 мкм у *A. glabratum* и 430—830 мкм у *A. velutinum* (табл. 2). Ситовидные пластинки сложные, с 4—12 (до 15 у *A. velutinum*) ситовидными полями (табл. I, *8*), расположенными на вертикальных или слегка скошенных концевых стенках. Осевая паренхима, сопровождающая ситовидные трубки в проводящем лубе, образована тяжами из 2—7 клеток и веретеновидными клетками с тонкими стенками. Некоторые клетки осевой паренхимы разделены поперечными септами.

В нефункционирующей вторичной флоэме клетки трансформируются в многочисленные волокновидные склереиды (диаметром 20—40 мкм, длиной 470—

ТАБЛИЦА 2

Длина ситовидных трубок и члеников сосудов у исследованных образцов *Apiopetalum* и *Mackinlaya* (средняя ± ошибка/минимум—максимум, мкм)

Признак	*A. glabratum* [Lowry 4798]	*A. velutinum* [Lowry 4700]	*M. confusa* [Plunkett 1512]	*M. confusa* [Plunkett 1549]	*M. macrosciadea* [Plunkett 1526]
Длина ситовидных трубок	831 ± 34.8 540—1130	644 ± 23 480—830	622 ± 51.3 130—950	522 ± 24.9 343—735	557 ± 24.5 390—740
Длина члеников сосудов*	651 ± 38.1 320—1140	822 ± 41 460—1140	770 ± 29 520—1020	718 ± 24.8 530—960	663 ± 16.2 550—800

Примечание. * — данные взяты из работы Oskolski и Lowry (2000).

980 мкм у *A. glabratum* и 390—770 мкм у *A. velutinum*), в тяжи из 2—4(6) склерифицированных (табл. I, *9*) и тонкостенных кристаллоносных (или только склерифицированных) клеток, а у *A. glabratum* — также и в тяжи из тонкостенных камерных кристаллоносных клеток. Кристаллоносные клетки содержат кристаллический песок и призматические кристаллы.

Вертикальные секреторные каналы в проводящей флоэме диаметром 30—60 мкм выстланы одним слоем из 4—6 эпителиальных клеток. Паренхимные обкладки вокруг секреторных каналов 1—3-слойные, образованы тяжами из 3—6 тонкостенных клеток (табл. I, *7*).

Лубяные лучи немногочисленные (3—5 лучей на 1 мм) 1—5-рядные (до 7-рядных у *A. glabratum*), состоят преимущественно из лежачих клеток, стоячие и квадратные клетки образуют окончания многорядных лучей, а также полные или неполные обкладки по их краям (табл. I, *9*). Однорядные окончания многорядных лучей у *A. velutinum* короткие (1—2 слоя клеток), у *A. glabratum* более длинные (до 5 слоев клеток). Секреторных каналов в лучах не обнаружено. Дилатированные лучи расширены в результате тангентального растяжения и антиклинальных делений клеток; их ширина достигает 9 рядов клеток. В нефункционирующей флоэме у *A. glabratum* в квадратных и стоячих клетках изредка встречается кристаллический песок, друзы и призматические кристаллы.

Mackinlaya

У *M. confusa* [Plunkett 1549] и *M. macrosciadea* эпидерма образована одним слоем изодиаметрических, округлых тонкостенных клеток (табл. II, *1*). У образца *M. confusa* [Plunkett 1512] участков с эпидермой нет.

Перидерма закладывается субэпидермально. Феллема образована 2—8 слоями изодиаметрических клеток (табл. II, *4*) с утолщенными наружными тангентальными стенками. Феллодерма состоит из 2—4 слоев (до 8 у *M. confusa* [Plunkett 1512]) уплощенных клеток. Изредка в клетках феллодермы встречаются призматические кристаллы (*M. confusa* [Plunkett 1512], *M. macrosciadea*).

Первичная кора. Кортикальная колленхима пластинчатая или уголково-пластинчатая из 3—5 слоев клеток, тангентальный диаметр этих клеток 15—40 мкм. У *M. confusa* заметна лигнификация клеток колленхимы; группы колленхимных клеток с одревесневшими стенками вытянуты в тангентальном направлении и имеют тенденцию к слиянию в непрерывную полосу (табл. II, *1*).

Кортикальная паренхима образована 7—10 (до 20 у *M. confusa* [Plunkett 1512]) слоями изодиаметрических или тангентально-уплощенных крахмалоносных кле-

ток, тангентальный диаметр которых 30—70 мкм. В клетках колленхимы и паренхимы встречаются призматические кристаллы и несколько реже друзы. В кортикальной паренхиме разбросаны вертикальные секреторные каналы (табл. II, *1*), выстланные одним или реже двумя слоями из 4—9 эпителиальных клеток; тангентальный диаметр просветов каналов 30—80 мкм. В наружных частях дилатированного кортекса клетки паренхимы и колленхимы растягиваются в тангентальном направлении и делятся антиклинально; у *M. confusa* наблюдается склерификация большинства клеток паренхимы. Волокна первичной флоэмы расположены небольшими группами по 2—15, реже одиночно. Стенки волокон умеренно толстые или толстые, лигнифицированные; примерно у половины волокон в стенках имеется внутренний желатинозный слой.

Вторичная флоэма молодых стеблей нарастает значительно медленнее, чем вторичная ксилема (на поперечном срезе ширина древесины у них в 5—10 раз превышает ширину луба); ее ширина в стеблях большего диаметра не превышает 0.6 мм. В структуре вторичной флоэмы различаются 3—4 тангентальные полосы шириной 3—5 (до 8) клеток из ситовидных трубок, клеток-спутников и осевой паренхимы (табл. II, *2*), которые чередуются с тангентальными рядами из вертикальных секреторных каналов, окруженных линзовидными паренхимными обкладками.

Ситовидные пластинки сложные, с 5—8 ситовидными полями, расположенными на вертикальных или слегка скошенных концевых стенках. Осевая паренхима, сопровождающая ситовидные трубки в проводящем лубе, образована тяжами из 2—7 клеток и веретеновидными клетками с тонкими стенками. Некоторые клетки осевой паренхимы разделены поперечными септами.

В нефункционирующей вторичной флоэме клетки осевой паренхимы трансформируются в веретеновидные тонкостенные камерные клетки, содержащие друзы и призматические кристаллы, а также в тяжи из 2—12 камерных кристаллоносных клеток (табл. II, *3*, *6*) или из 2—4 склерифицированных клеток (у *M. macrosciadea* обнаружены лишь немногочисленные тяжи из паренхимных клеток со слегка утолщенными стенками). У *M. confusa* также найдены немногочисленные волокновидные склереиды (300—800 мкм дл. и 10—20 мкм в диам.) и короткие (2—4 клетки) тяжи, в состав которых входят как кристаллоносные, так и склерифицированные клетки.

Вертикальные секреторные каналы в проводящей флоэме узкие (диаметр 10—15 мкм), выстланы одним слоем из 3—4 эпителиальных клеток. В непроводящей флоэме их диаметр увеличивается до 20—60 мкм, а число эпителиальных клеток — до 6—10 (табл. II, *2*). Паренхимные обкладки секреторных каналов однослойные, образованы тяжами из 2—5(8) клеток, или отсутствуют.

Лубяные лучи многочисленные (у *M. confusa* 9—11 лучей на 1 мм, у *M. macrosciadea* 3—7 на 1 мм), 1—3(4)-рядные (у *M. confusa* преобладают однорядные лучи) (табл. II, *5*), образованы главным образом квадратными клетками, но иногда также 1—3 слоями краевых стоячих клеток. В клетках лучей содержится много крахмала. Радиальные секреторные каналы найдены у *M. macrosciadea* [Plunkett 1526] (табл. II, *3*); они выстланы 9—15 эпителиальными клетками, диаметр их просветов 40—80 мкм. Дилатированные лучи расширены в результате тангентального растяжения и антиклинальных делений клеток (табл. II, *6*); их ширина достигает 6 рядов клеток у *M. confusa* и 10 рядов у *M. macrosciadea*. В составе дилатированных лучей встречаются склерифицированные и кристаллоносные клетки, содержащие призматические кристаллы и реже друзы.

Обсуждение

По строению коры виды родов *Apiopetalum* и *Mackinlaya* в общих чертах похожи на представителей сем. *Araliaceae* и *Myodocarpaceae* и, насколько можно судить по скудным литературным данным (Moeller, 1882; Metcalfe, Chalk, 1950; Rodriguez, 1957; Holdheide, 1951), на древесные *Apiaceae*. Так, в кортексе и во вторичной флоэме у *Apiopetalum* и *Mackinlaya*, как и у всех остальных аралиевых, миодокарповых и зонтичных, для которых есть данные, присутствуют вертикальные секреторные каналы. Их приуроченность как к первичной, так и ко вторичной коре весьма специфична для *Araliaceae*, *Myodocarpaceae* и *Apiaceae* (Viguier, 1906; Metcalfe, Chalk, 1950; Holdheide, 1951; Kolalite et al., 2003; Oskolski, Kotina, 2004; Oskolski et al., 2007); кроме них, тот же самый тип распределения вертикальных секреторных каналов в тканях коры отмечен только у *Clusiaceae* (Metcalfe, Chalk, 1950; Roth, 1981). Эти структуры встречаются и у представителей некоторых других семейств, но у них они сосредоточены либо только в кортексе (*Fabaceae*, *Loranthaceae*, *Myrsinaceae*, *Pittosporaceae*), либо только в лубе (*Anacardiaceae*, *Burseraceae*, *Celastraceae*, *Flacourtiaceae* и *Koeberliniaceae*) (Metcalfe, Chalk, 1950; Roth, 1981).

На поперечном срезе луба у *Apiopetalum* и *Mackinlaya* вертикальные секреторные каналы с их паренхимными обкладками образуют тангентальные ряды, которые чередуются с полосами из проводящих элементов и связанной с ними осевой паренхимы. Подобный рисунок расположения вертикальных каналов в лубе характерен для многих *Araliaceae* (Viguier, 1906; Zahur, 1959; Oskolski et al., 2007) и *Myodocarpaceae* (Viguier, 1906; Kolalite et al., 2003; Oskolski, Kotina, 2004), однако у древесных *Apiaceae* он отмечен не был. По данным R. L. Rodriguez (1957), вертикальные секреторные каналы в лубе зонтичного *Myrrhidendron donnell-smithii* Coulter et Rose расположен диффузно, не образуя отчетливого тангентального или радиального рисунка. Впрочем, судя по рисунку и описанию, приведенным в его работе (Rodriguez, 1957 : 180, Fig. 30), этот автор исследовал молодой образец стебля с очень тонким слоем вторичной флоэмы, по которому трудно судить о ее дефинитивной структуре.

Таким образом, близость обоих исследованных родов к *Araliaceae* и *Myodocarpaceae* и с меньшей определенностью к *Apiaceae* находит подтверждение в особенностях строения коры, и прежде всего в наличии и распределении вертикальных секреторных каналов в ней. Вместе с тем кора *Apiopetalum* имеет и ряд своеобразных черт, по которым этот род отличается не только от *Mackinlaya*, но и от всех изученных представителей аралиевых и миодокарповых. Прежде всего, эти отличия касаются типов кристаллов оксалата кальция. Если в паренхимных клетках кортекса и луба у *Araliaceae* и *Myodocarpaceae* (а также у *Mackinlaya*) преобладают друзы (Moeller, 1882; Holdheide, 1951; Viguier, 1906; Kolalite et al., 2003; Oskolski et al., 2007), то у *Apiopetalum* друзы встречаются крайне редко, зато обычен кристаллический песок, а во вторичной флоэме — еще и призматические кристаллы. Такое сочетание типов кристаллов весьма необычно на фоне *Araliaceae*, для которых наличие кристаллического песка также нехарактерно (Metcalfe, Chalk, 1950), отмечают этот признак лишь в родах *Osmoxylon* Miq., *Motherwellia* F. Muell. и *Tetraplasandra* A. Grey. К этому надо добавить еще одну особенность *Apiopetalum*, не найденную ни у аралиевых, ни у миодокарповых: у представителей рода в составе первичной флоэмы имеются тонкостенные паренхимные клетки, содержащие кристаллический песок.

Своеобразие коры *Apiopetalum* указывает на явно обособленное положение этого рода по отношению к *Araliaceae* и *Myodocarpaceae*; *Mackinlaya* уже не обна-

руживает столь четких отличий от представителей этих 2 семейств. К сожалению, скудность данных по анатомии коры *Apiaceae* не позволяет пока делать каких-либо определенных выводов о филогенетических связях этих 2 родов; не удалось нам найти и явные синапоморфии, указывающие на близкое родство между ними. *Mackinlaya* отчетливо отличается от *Apiopetalum* не только отсутствием кристаллического песка и преобладанием друз в паренхимных клетках, но и значительно более узкими ситовидными трубками с меньшим числом ситовидных полей на концевых стенках, наличием веретеновидных клеток в составе осевой паренхимы луба, более узкими лубяными лучами, сильно дилатирующими с возрастом, а также значительно меньшей толщиной слоя вторичной флоэмы и более медленными темпами ее нарастания (по сравнению с древесиной) у молодых стеблей.

Вероятно, с последним признаком сопряжено и длительное функционирование вторичной флоэмы у *Mackinlaya*, и, как следствие, ее слабая склерификация у *M. confusa* или даже отсутствие склереид в ней у *M. macrosciadea*. Отсутствие склереид в лубе — признак довольно необычный (Ghouse et al., 1979): среди *Araliaceae* он отмечен нами лишь у 2 видов *Meryta* (*M. sinclairii* (Hook. f.) Seem и *M. tenuifolia* A. C. Smith), филогенетически близких между собой (Oskolski et al., 2007). По-видимому, способность к склерификации луба у *M. macrosciadea* полностью не утрачена (у этого вида все же встречаются паренхимные клетки со слегка утолщенными стенками), однако формирование склереид начинается лишь в очень старых участках коры, не представленных в нашем материале.

Образцы 2 видов *Apiopetalum* различаются между собой по составу трансформированных клеток осевой паренхимы в нефункционирующей флоэме, длине однорядных окончаний лубяных лучей, а также наличию или отсутствию кристаллов в лучевых клетках. К сожалению, имеющийся у нас материал не позволяет надежно судить о диагностическом значении этих признаков.

У исследованных видов обоих родов (кроме *A. glabratum*) ситовидные трубки в среднем короче, чем членики сосудов древесины у тех же самых растений (табл. 2) (Oskolski, Lowry, 2000), а число ситовидных полей на концевых стенках обычно выше, чем число перекладин на перфорационных пластинках. Это соотношение подчинено общей закономерности, установленной для многих других таксонов (MacDaniels, 1918; Esau et al., 1953; Лотова, 1989). Лубяные и древесинные лучи у изученных видов имеют сходное строение и размеры. Интересно отметить, что у *M. macrosciadea* в лубяных лучах в отличие от лучей в древесине встречаются радиальные секреторные каналы. Согласно данным, имеющимся в литературе (Bhatt, Mohan Ram, 1992; Kolalite et al., 2003), радиальный секреторный канал формируется в камбиальной зоне как структура, единая для флоэмной и ксилемной частей луча. Наши результаты, однако, косвенно указывают на то, что процессы формирования радиальных каналов по разные стороны от камбия жестко не сопряжены друг с другом.

Благодарности

Авторы искренне признательны P. P. Lowry II (Missouri Botanical Garden, Сент-Луис, США), G. M. Plunkett (Virginia Commonwealth University, Ричмонд, США) и H.-G. Richter (Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Гамбург, Германия) за помощь в получении материалов и ценные научные консультации.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48003а); сбор материала для нее стал возможен благодаря поддержке National Geographic Society (грант № 5793-96).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г. и др. Основы микротехнических исследований в ботанике. Справочное руководство. М., 2000. 128 с.

Лотова Л. И. Морфолого-функциональные аспекты эволюции проводящего аппарата высших растений // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1989. Т. 94. № 2. С. 92—102.

Bhatt J. R., Mohan Ram H. Y. Development and ultrastructure of primary secretory ducts in the stem of *Semecarpus anacardium* (*Anacardiaceae*) // IAWA J. 1992. Vol. 13. P. 173—185.

Chandler G. T., Plunkett G. M. Evolution in *Apiales*: nuclear and chloroplast markers together in (almost) perfect harmony // Bot. J. Linnean Soc. 2004. Vol. 144. P. 123—147.

Doweld A. B. Prosyllabus Tracheophytorum. Tentamen systematis plantarum vascularium (*Tracheophyta*). Moscow, 2001. 200 p.

Esau K., Cheadle V. I., Gifford E. M. Comparative structure and possible trends of specialization of the phloem // Amer. J. Bot. 1953. Vol. 40. P. 9—19.

Frodin D. G., Govaerts R. World checklist and bibliography of *Araliaceae*. London, 2003. 444 p.

Ghouse A., Iqbal M., Siddiqui F., Jamal A. Taxonomic significance of sclerenchyma distribution in the secondary phloem of some Indian tropical trees // Fed. Repert. 1979. Vol. 90. P. 173—178.

Holdheide W. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden (mit mikrophotographischem Atlas) // Handb. der Mikrosk. in der Technik. 1951. Teil. 5. Bd 1. S. 195—367.

Hutchinson J. The genera of flowering plants. London, 1967. Vol. 2. 659 p.

Hutchinson J. The families of flowering plants arranged according to a new system based on their probable phylogeny. 3 ed. London, 1973. 968 p.

Kolalite M. R., Oskolski A. A., Richter H. G., Schmitt U. Bark anatomy and intercellular canals in the stem of *Delarbrea paradoxa* (*Araliaceae*) // IAWA J. 2003. Vol. 24. P. 139—154.

Lowry P. P. II, Plunkett G. M., Oskolski A. A. Early lineages in *Apiales*: insights from morphology, wood anatomy and molecular data // Edinburgh J. Bot. 2001. Vol. 58. P. 207—220.

MacDaniels L. H. The histology of the phloem in certain woody angiosperms // Amer. J. Bot. 1918. Vol. 5. P. 347—378.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Oxford, 1950. Vol. 2. 449 p.

Moeller J. Anatomie der Baumrinden. Berlin, 1882. 447 S.

Oskolski A. A., Lowry P. P. II. Wood anatomy of *Mackinlaya* and *Apiopetalum* (*Araliaceae*) and its systematic implications // Ann. Missouri Bot. Gard. 2000. Vol. 87. P. 171—182.

Oskolski A. A., Kotina E. L. Bark anatomy of *Myodocarpus* and *Delarbrea* (*Araliaceae*) // Фундаментальные проблемы ботаники и ботанического образования: традиции и перспективы: Тез. докл. конф., посвященной 200-летию кафедры высших растений МГУ. М., 2004. С. 55—56.

Oskolski A. A., Kotina E. L., Fomichev I. V. et al. Systematic implications of wood and bark anatomy in the Pacific Island genus *Meryta* (*Araliaceae*) // Bot. J. Linnean Soc. 2007. Vol. 153. P. 363—379.

Philipson W. R. Contributions to our knowledge of Old World *Araliaceae* // Bull. British Mus. Nat. Hist., Bot. 1951. Vol. 1. P. 3—20.

Philipson W. R. Constant and variable features of the *Araliaceae* // New res. plant anat. London, 1970. P. 87—100.

Philipson W. R. Araliaceae, part I // Flora Malesiana. Hague, 1979. Vol. 1. N 9. P. 1—105.

Plunkett G. M., Soltis D. E., Soltis P. S. Clarification of the relationship between *Apiaceae* and *Araliaceae* based on *mat*K and *rbc*L sequence data // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. N 4. P. 565—580.

Plunkett G. M., Lowry P. P. II. Relationships among «Ancient Araliads» and their significance for the systematics of *Apiales* // Molec. Phylogen. Evol. 2001. Vol. 19. N 2. P. 259—276.

Plunkett G. M., Chandler G. T., Lowry P. P. et al. Recent advances in understanding *Apiales* and a revised classification // South African. J. Bot. 2004. Vol. 70. N 3. P. 371—381.

Rodriguez R. L. Systematic anatomical studies on *Myrrhidendron* and other woody *Umbellales* // Univ. Calif. Publ. Bot. 1957. Vol. 29. P. 145—318.

Rodriguez R. L. The relationships of the *Umbellales* // The biology and chemistry of the *Umbelliferae*. London, 1971. P. 63—91.

Roth I. Structural patterns of tropical barks. Berlin, 1981. 609 p.

Viguier R. Recherches anatomiques sur la classification des Araliacées. Paris, 1906. 210 p.

Zahur M. S. Comparative study of secondary phloem of 423 species of woody dicotyledons belonging to 85 families // Mem. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. 1959. Vol. 358. P. 1—160.

SUMMARY

Bark structure of *Apiopetalum* (2 species) and *Mackinlaya* (2 species) has been examined. These two genera were traditionally regarded as an aberrant group within *Araliaceae* although their relationships to some *Apiaceae* genera (e. g. *Centella*) have recently been revealed by molecular phylogenetic analysis. Close relationships of both genera under study to *Araliaceae*, *Myodocarpaceae*, and, less certainly, to *Apiaceae* are confirmed by such bark characters as the presence of vertical secretory canals in their cortex and secondary phloem as well as the tangential arrangement of these canals is secondary phloem. At the same time *Apiopetalum* differs distinctly both from *Mackinlaya* and from other *Araliaceae* and *Myodocarpaceae* genera examined to date by presence of crystalline sand, by very rare occurrence of druses in parenchyma cells, and by presence of crystalliferous parenchyma cells among the primary phloem fibers. Radial secretory canals occur in the secondary phloem rays in *Mackinlaya macrosciadea*, but these structures have not been found in its wood; as their distribution suggests, the radial secretory canals at the phloem side of cambium can be initiated independently from ones at its xylem side.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26+ 581.9

© С. И. Генкал,[1] Е. В. Лепская,[2] Е. Г. Лупикина[3]

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ОЗЕРА ХАНГАР (КАМЧАТКА)

S. I. GENKAL, E. V. LEPSKAYA, E. G. LUPIKINA.
DIATOMS OF KHANGAR LAKE (KAMCHATKA)

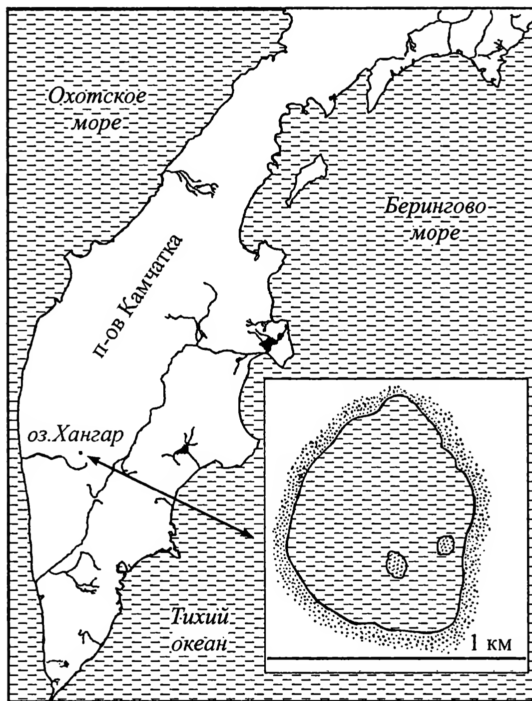
[1] Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н
[2] Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18
[3] Институт вулканологии и сейсмологии ДВО РАН
683006 Петропавловск-Камчатский, бульвар Пийпа, 9
Поступила 19.10.2006
Окончательный вариант получен 21.02.2007

Первое электронно-микроскопическое исследование материала из вулканического оз. Хангар (Камчатка) выявило своеобразный видовой состав диатомовых водорослей (50) из 20 родов, основу которого составляют представители рода *Achnanthes* (18). Доминантный комплекс формируют *Aulacoseira subarctica*, *A. lirata*, *Cyclotella triparita*, *Asterionella formosa*. Выявлено 11 редких и 4 новых для флоры России представителей *Bacillariophyta*.
Ключевые слова: *Bacillariophyta*, Камчатка, оз. Хангар, флора, редкие виды, новые виды.

Оз. Хангар находится в кратере одноименного вулкана, расположенного на западном склоне южной части Срединного хребта (см. рисунок). Впервые о вулкане Хангар упоминает К. И. Богданович в «Известиях Русского географического общества» в 1899 г. Первое посещение озера в кратере этого вулкана описано А. В. Щербаковым в «Трудах Камчатской комплексной экспедиции 1936—1937 гг.» (Маренина, 1959). Первоначально вулкан Хангар был отнесен к группе потухших вулканов. Однако новые данные о его эруптивной активности в голоцене позволяют рассматривать этот вулкан как потенциально активный, последнее извержение которого датировано 400 (C^{14}) лет назад (л. н.) (Балуев и др., 1992; Базанова, Певзнер, 2001). Однако другие авторы (Брайцева и др., 2001) происхождение озера связывают с субкальдерным извержением, которое сформировало вершинный кратер на вулкане примерно 6900 (C^{14}) л. н.

Оз. Хангар является бессточным водоемом, однако воды его, просачиваясь сквозь трещиноватые породы южного склона, образуют у подножия горы ручьи. Глубина озера около 150 м, общий объем воды примерно 0.4 км^3 (Базанова, Певзнер, 2001). Оно расположено на высоте около 1300 м над ур. м. Специальных лимнологических исследований на озере не проводили, однако, по данным А. Г. Остроумова (устное сообщение), его площадь немногим более 1 км^2, период ледостава длится с конца октября—ноября до середины—конца июля. О существовании парогидротермальных выходов на дне водоема ничего не известно. Химический состав вод также не известен.

В единственной планктонной пробе, отобранной малой сетью Джеди из оз. Хангар в октябре 1970 г., в массе содержались *Melosira italica* var. *tenuissima*



Карта схема расположения оз. Хангар.

(40 000 клеток/м^3), *M. distans* var. *lirata* (6 000 000 клеток/м^3) и *Asterionella gracillima* (360 000 колоний/м^3) (Куренков, 2005).

Цель данной работы — изучение видового состава *Bacillariophyta*, слабо исследованного в альгологичесом отношении кратерного оз. Хангар.

Материал и методика

Материалом послужила проба планктона, отобранная малой сетью Джеди в оз. Хангар в октябре 1970 г. Освобождение клеток от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-25S. Для определения водорослей использовали систематические сводки K. Krammer, H. Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991), H. Lange-Bertalot (2001).

Результаты и их обсуждение

Диатомовые водросли оз. Хангар, по данным СЭМ, представлены 50 видами и разновидностями, из них 6 относится к *Centrophyceae* и 44 — к *Pennatophyceae.* По родам они распределяются следующим образом: *Achnanthes* — 18, *Amphora* — 1, *Asterionella* — 1, *Aulacoseira* — 4, *Campylodiscus* — 1, *Cocconeis* — 1, *Cyclotella* — 2, *Cymbella* — 1, *Diatoma* — 1, *Diploneis* — 1, *Eunotia* — 1, *Fragilaria* — 1, *Frustulia* — 2, *Gomphonema* — 1, *Meridion* — 1, *Navicula* — 6, *Nitzschia* — 3, *Pinnularia* — 1, *Stauroneis* — 1, *Surrirela* — 1. Ряд видов (11) преимущественно из рода *Achnan-*

thes (10) относятся к редким, а 4 — к новым для флоры России. Для 7 представителей рода *Achnanthes* выявлены более широкие диапазоны изменчивости отдельных диагностических признаков, чем приводилось в описании, а для *Achnanthes impexifirmis* и *Asterionella formosa* отмечены тератологические формы.

По уточненным данным, комплекс доминирующих видов составили *Aulacoseira lirata*, *A. subarctica*, *Asterionella formosa*. Его дополнили *Cyclotella tripartita*, а также некоторые пеннатные диатомовые. Для массовых, редких и новых для флоры России таксонов, а также определенных только до рода приводим краткие описания и оригинальные микрофотографии.

Achnanthes amoena Hustedt (табл. II, *1*, *2*). Створки 12—15.4 мкм дл., 3.5—5 мкм шир., штрихов 18—22 в 10 мкм. Редкий вид, указывается на северо-западе Европейской России (Лосева и др., 2004).

A. daonensis Lange-Bertalot (табл. II, *3*, *4*). Створки 10—13.5 мкм дл., 4.4—5 мкм шир., штрихов 28—38 в 10 мкм. Минимальная ширина изученных экземпляров меньше указанной в диагнозе, а максимальное число штрихов в 10 мкм значительно больше (Krammer, Lange-Bertalot, 1991). Редкий вид, приводится для Российской Арктики и Карелии (Генкал, Комулайнен, 2000; Ланге-Берталот и др., 2002).

A. didyma Hustedt (табл. II, *5*). Створки 7.3—7.7 мкм дл., 3.3—3.7 мкм шир., штрихов 25 в 10 мкм. Редкий вид, найден на Чукотке и северо-востоке Европейской России (Харитонов, 2001; Лосева и др., 2004).

Achnanthes cf. *divergens* Cleve-Euler (табл. II, *6*, *7*). Створки 6.2—8.8 мкм дл., 3.1—4.0 мкм шир., штрихов 25—30 в 10 мкм. Форма из оз. Хангар в отличие от типовой имеет меньшее число штрихов в 10 мкм (Cleve-Euler, 1953). Впервые отмечен для флоры России.

Achnanthes cf. *gracillima* Hustedt (табл. II, *8*). Створки 17.2—27.8 мкм дл., 5.7—6.8 мкм шир., штрихов 36—55 в 10 мкм. Экземпляры из оз. Хангар отличаются от опубликованного описания (Определитель.., 1951) большими размерами, но соответствует расширенному диагнозу *A. gracillima* (Генкал, Харитонов, 2006), за исключением числа штрихов в 10 мкм — у формы из оз. Хангар мы зафиксировали большее значение этого признака (55 против 50). Редкий вид, находки преимущественно в северных водоемах, а также в оз. Байкал и Ладожском озере (Определитель.., 1951; Харитонов, 2001; Лосева и др., 2004).

A. helvetica (Hustedt) Lange-Bertalot (табл. II, *9*). Створки 7.1—16.3 мкм дл., 4.2—5.9 мкм шир., штрихов 24—35 в 10 мкм. Экземпляры из оз. Хангар отличаются от описания меньшей шириной створки и большим числом штрихов в 10 мкм (Krammer, Lange-Bertalot, 1991). Редкий вид, приводится для Русской Арктики (Ланге-Берталот и др., 2002).

Achnanthes cf. *impexiformis* Lange-Bertalot (табл. II, *10*). Створка 2.5 мкм дл., 7 мкм шир., штрихов 45 в 10 мкм. Наблюдается анормальное расположение штрихов в центральной части створки. Форма из оз. Хангар отличается от диагноза большей длиной и шириной (Krammer, Lange-Bertalot, 1991). Редкий вид, отмечен в водоемах северо-востока Европейской России (Лосева и др., 2004) и Русской Арктики.

A. lacus-vulcanii Lange-Bertalot et Krammer (табл. II, *11—13*). Створки 6.8—8.5 мкм дл., 3.7—5.3 мкм шир., штрихов 20—30 в 10 мкм. Форма из оз. Хангар

отличается от описания меньшей длиной и большей шириной створки (Krammer. Lange-Bertalot, 1991). Впервые отмечен для флоры России. Описан из осадков потухшего вулкана (Германия, массив Эйфель; Krammer, Lange-Bertalot, 1991).

A. oestrupii (Cleve-Euler) Hustedt (табл. II, *14*). Створки 8.8—11.1 мкм дл., 5.0—5.5 мкм шир., штрихов 20 в 10 мкм. Редкий вид, найден в водоемах Чукотки, северо-востока Европейской России, Карелии, бассейне р. Колыма, Русской Арктики, (Генкал, Комулайнен, 2000; Харитонов, 2001; Генкал, Вехов, 2004; Лосева и др., 2004).

A. rechtensis Leclercq (табл. III, *1*). Створка 10.6 мкм дл., 5.2 мкм шир., штрихов 34 в 10 мкм. Форма из оз. Хангар отличается от диагноза большим числом штрихов в 10 мкм (Krammer, Lange-Bertalot, 1991). Редкий вид, отмечен в Нижней Оби (Генкал, Семенова, 1991).

A. subatomoides (Hustedt) Lange-Bertalot et Archibald (табл. III, *2*). Створка 9.4 мкм дл., 4.4 мкм шир., штрихов 30 в 10 мкм. Редкий вид, зафиксирован в водоемах Русской Арктики, Карелии, северо-востока Европейской России (Генкал, Иешко, 1998; Ланге-Берталот и др., 2002; Лосева и др., 2004).

A. suchlandtii Hustedt (табл. III, *3*). Створка 10 мкм дл., 4.7 мкм шир., штрихов 22 в 10 мкм. Редкий вид, найден в Телецком озере, бассейне р. Колыма, водоемах северо-востока Европейской России, Карелии (Определитель..., 1951; Генкал и др., 1997; Харитонов, 2001; Лосева и др., 2004).

Achnanthes sp. 1 (табл. III, *4*, *5*). Створки 9.4—11.7 мкм дл., 4.7—5.0 мкм шир., штрихов 34—40 в 10 мкм.

Achnanthes sp. 2 (табл. III, *6*). Створки 5.3—7.5 мкм дл., 2.4—3.0 мкм шир., штрихов 45—55 в 10 мкм.

Achnanthes sp. 3 (табл. III, *7*, *8*). Створки 8.8—9.7 мкм дл., 4.4—5.6 мкм шир., штрихов 20—35 в 10 мкм.

Achnanthes sp. 4 (табл. III, *9*). Створка 9 мкм дл., 4.4 мкм шир., штрихов 20 в 10 мкм.

Amphora fogeduana Krammer (табл. III, *10*). Створки 12.3—20.9 мкм дл., 3.8—4.5 мкм шир., штрихов 16—25 в 10 мкм. Редкий вид, отмечен в водоемах Карелии, северо-востока Европейской России, Рыбинском водохранилище (Генкал и др., 1997; Генкал, 1992; Лосева и др., 2004).

Asterionella formosa Hassal (табл. III, *11*, *12*; IV, *1*, *2*). Створки 70—98 мкм дл., 1.4—2.2 мкм шир., штрихов 30—40 в 10 мкм. Наряду с типичными створками отмечены тератологические, с асимметричной формой одного из концов створки и с утолщением центральной части. В оз. Хангар отмечен в значительном количестве. *A. gracillima* сведена в синонимику к *A. formosa* (Krammer, Lange-Bertalot, 1991).

Aulacoseira lirata (Ehrenberg) Ross (табл. I, *1*). Створки 16—18.6 мкм диам., 8.6—14.3 мкм выс., штрихов 9—11 и ареол в ряду 8—10 в 10 мкм. В озере вид доминирует по численности. Отмечался на севере СССР (Давыдова, Моисеева, 1992), а также в водоемах Камчатки, Забайкалья, Ладожском озере (Генкал, Трифонова, 2002).

Cocconeis sp. (табл. IV, *3*). Створки 6.8—8.6 мкм дл., 4.2 мкм шир., штрихов 25 в 10 мкм.

Cyclotella tripartita Håkansson (табл. I, *2—5*). Створки 8.8—22.1 мкм диам., штрихов 16—20 в 10 мкм, центральных выростов с опорами 2—17, секторов в центральной части створки 3—7, краевые выросты на каждой 2—9-й межальвеолярной перегородке. Инициальные створки 18—22.8 мкм в диам., штрихов 20—24 в 10 мкм, центральные выросты с опорами имеются (до 12), краевые выросты на каждой 3—7-й межальвеолярной перегородке, на некоторых с внутренней поверхности заметны углубления секторов. В озере отмечено массовое развитие этого вида. Отмечался в водоемах Камчатки, Забайкалья и Прибайкалья, побережья Баренцева моря, Ладожском озере (Генкал и др., 2004).

Eunotia cf. *siolii* Hustedt (табл. IV, *4*). Створка 17.2 мкм дл., 2.0 мкм шир., штрихов 18 в 10 мкм. Впервые отмечен для флоры России.

Frustulia crassinervia (Brébisson) Lange-Bertalot et Krammer (табл. VI, *5*). Створки 30.7 мкм дл., 8.5—15.7 мкм, штрихов 35—45 в 10 мкм. Редкий вид, найден в водоемах Карелии, северо-востока Европейской России (Генкал, Комулайнен, 2000; Лосева и др., 2004).

Navicula cocconeiformis Grunow (табл. IV, *6*). Створки 11.7—27 мкм дл., 7.3—9.5 мкм шир., штрихов 26—30 в 10 мкм. В оз. Хангар отмечен в значительном количестве.

N. ignota var. *palustris* (Hustedt) Lund (табл. IV, *7*). Створки 13.2—14.7 мкм дл., 4.1—5.2 мкм шир., штрихов 14 в 10 мкм. Редкий вид, зафиксирован в Нижней Оби, Рыбинском водохранилище, водоемах Карелии, северо-востока Европейской России (Генкал, Иешко, 1998; Генкал, Семенова, 1999; Корнева, Генкал, 2000; Лосева и др., 2004).

Navicula cf. *wildii* Lange-Bertalot (табл. IV, *8*). Створка 26.4 мкм дл., 5 мкм шир., штрихов 12 в 10 мкм. Вероятно, космополит, в богатых кальцием олиготрофных озерах Альп, Северной Германии, Швеции. Впервые отмечен для флоры России.

Navicula sp. 1 (табл. VI, *9*, *10*). Створки 46.6—51.4 мкм дл., 9—10 мкм шир., штрихов 11—16 в 10 мкм, линеол 35 в 10 мкм. Имеет сходство с *N. viridula* (Kützing) Ehrenberg по размерным характеристикам створки, но отличается от этого вида большим числом штрихов и линеол в 10 мкм и формой створки (Lange-Bertalot, 2001).

Navicula sp. 2 (табл. IV, *11*). Створки 12.6—13.2 мкм дл., 4.4—5.0 мкм шир., штрихов 28—30 в 10 мкм. M. Werum, H. Lange-Bertalot (2004; Pl. 38, figs. 7, 8) приводят электронные микрофотографии (СЭМ) формы, сходной по общему абрису и размерным признакам с *Navicula* sp. 2, под названием *Navicula (dicta) tridentula* Krasske. По нашему мнению, указанные формы не могут быть отнесены к *N. tridentula*, поскольку последняя по описанию имеет другую форму створки: с трехволнистыми краями (Определитель..., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Lange-Bertalot et al., 1996).

Navicula sp. 3 (табл. IV, *12*). Створка 17.2 мкм дл., 7.7 мкм шир., штрихов 12 в 10 мкм, ареол 40 в 10 мкм. По общему абрису имеет сходство с *N. reinhardtii* Grumow, но отличается по количественным признакам (Krammer, Lange-Bertalot, 1986) и структуре штрихов — двухрядными рядами ареол. У *N. reinhardtii* штрихи состоят из одного ряда линеол (ср. с Генкал, 1992, табл. XLIX, *4*; Karayeva, Genkal, 1993, fig. 52; Lange-Bertalot, 2001; Pl. 68, fig. 6).

Nitzschia alpina Hustedt (табл. IV, *13*). Створка 20 мкм дл., 4 мкм шир., фибул 14 и штрихов 24 в 10 мкм.

Редкий вид, найден в водоемах Русской Арктики (Ланге-Берталот и др., 2002).

Nitzschia sp. (табл. IV, *14*). Створки 18—20 мкм дл., 4 мкм шир., штрихов 50—55 в 10 мкм.

Pinnularia balfouriana Grunow (табл. IV, *5*). Створка 5 мкм дл., 3.5 мкм шир., штрихов 10 в 10 мкм. Редкий вид обнаружен в Куйбышевском водохранилище, водоемах северо-востока Европейской России (Корнева, Генкал, 2000; Лосева и др., 2004).

Surirella sp. (табл. IV, *16*). Створки 23.5—30.7 мкм дл., 10—12.8 мкм шир., ребер 5 в 10 мкм.

Исследование таксономического состава водорослей в камчатских озерах, независимо от их происхождения подвергающихся влиянию вулканогенных эманаций и поступления пирокластического материала, возобновилось относительно недавно. В 1960—1970-е годы в рамках программы по бонитировке озер Камчатки гидробиологами КамчатНИРО были сделаны попытки изучения флоры и фауны вулканических водоемов. К сожалению, результаты этих работ остались в полевых отчетах и рукописях И. И. Куренкова.

Труднодоступность водных объектов, расположенных высоко в горах, ограничивает возможности их исследований, поэтому таксономический состав диатомовых водорослей в камчатских вулканических озерах изучен довольно слабо. По литературным данным, в таких водоемах доминирующими видами могут быть *Synedra cyclopum* и *Diatoma elongatum* var. *actinastroides* (Лепская, 1998), *Aulacoseira subarctica* (Лепская, 2003), *Stephanodiscus minutulus* s. l. (Лепская и др., 2003), *Cyclotella tripartita* (Генкал и др., 2004). В зависимости от морфометрических, температурных и гидрохимических характеристик в камчатских вулканических озерах в массе могут развиваться *Asterionella formosa*, *Cyclotella bodanica*, *Synedra vaucheriae*, *Synedra* cf. *tenera*-complex, *Tabellaria flocculosa* (неопубликованные данные Лепской), *Cyclotella tripartita* (архивированные данные Лупикиной). В оз. Хангар наблюдали массовое развитие как отмеченых выше для озер Камчатки *Cyclotella tripartita* и *Asterionella formosa*, так и неизвестных ранее в качестве доминантов *Aulacoseira lirata* и *Navicula cocconeiformis*.

Список диатомовых для оз. Державина (вулкан Дикий Гребень), включающий 14 видовых и внутривидовых таксонов, приведен в работе Е. В. Лепской и др. (2003): *Achnanthes lanceolata*, *Aulacoseira italica*, *A. subarctica*, *Cyclotella tripartita*, *Diatoma hiemale*, *Eunotia* sp., *Fragilaria intermedia*, *Martyana* sp., *Nitzchia paleaceae*, *Punctastriata* sp., *Staurosita construens*, *S. elliptica*, *Stephanodiscus minutulus*, *Synedra cyclopum*. Помимо вышеперечисленных видов могут также встречаться *Cyclotella* sp. (4—5 мкм в диам.), *Nitzschia gracilis*, *Nitzschia gracilis* var. *minor*, *Staurosirella pinnata*, *Stephanodiscus alpinus*, *Synedra ulna* (неопубликованные данные Лепской). Видовой состав диатомовых водорослей в оз. Хангар оказался значительно богаче, чем в оз. Державина. Особенно следует отметить значительное количество видов рода *Achnanthes* и присутствие представителей родов *Amphora*, *Asterionella*, *Campylodiscus*, *Cocconeis*, *Cymbella*, *Diploneis*, *Frustulia*, *Gomphonema*, *Navicula*, *Pinnularia*, *Stauroneis*, *Surirella*, которые не были отмечены в оз. Державина. Для этих озер известно всего 2 общих вида: *Aulacoseira subarctica* и *Cyclotella tripartita*.

Вопрос о времени формирования хангарской диатомовой флоры не может быть рассморен в настоящее время из-за отсутствия палеоальгологических и палеопалинологических данных по донным осадкам озера, данных по абсолютному возрасту и т. п., а также потому, что палеоальгоценозы Камчатки изучались тольно в свето-

вом микроскопе. По сходству видового состава структурообразующего планктонного комплекса оз. Хангар (доминантных и содоминантных форм) — *Aulacoseira lirata* (*A. distans* var. *lirata*), *Cycliotella tripartita* Håkansson (*C. kisselevii* O. Korotk.) и аналогичных (в биотопическом плане) комплексов из датированных кайнозойских отложений Камчатки (Брайцева и др., 1968, 1974; Егорова, 1993; Новейшие отложения.., 1978) с большой долей осторожности можно говорить о связи современной планктонной хангарской флоры с озерными флорами из отложений эоплейстоценового — позднеплейстоценового возраста Камчатки. Отмечается много разнообразных и пестрых по составу диатомовых комплексов, с трудом поддающихся сопоставлению, что связано с интенсивностью и разнообразием рельефных перестроек, обусловивших высокую степень экологического эндемизма комплексов диатомей даже в пределах одного региона (Моисеева, 1995). Комплекс современной водной толщи оз. Хангар имеет наибольшее сходство с планктонным комплексом из позднеплейстоценовых (?) отложений кальдеры вулкана Узон (сравнение по данным световой микроскопии). Основное отличие Узонского палеоальгоценоза — присутствие прекрасной сохранности цепочек *Tetracyclus ellipticus* var. *lancea* (реликта миоценовой флоры). Подобного рода находки позволяют предполагать существование еще в плиоцене на территории Камчатки озер-рефугиумов. По всей вероятности, таковыми были глубоководные и среднеглубинные озера кальдерного типа. Для наиболее «мощных» разрезов осадочных и вулканогенно-осадочных отложений плиоцена и плейстоцена Камчатки характерны альгоценозы с доминирующим положением *Cyclotella* или *Cyclotella* + *Stephanodiscus* либо *Cyclotella* + *Aulacoseira* + *Stephanodiscus*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—89.

Базанова Л. И., Певзнер М. М. Хангар — еще один действующий вулкан на Камчатке // Доклады Академии Наук. 2001. Т. 377. № 6. С. 800—802.

Балуев Э. Ю., Перепелов А. Б., Базанова Л. И., Пузанков М. Ю. Геологическое строение и эволюция вулканизма Хангарской вулканно-тектонической структуры // Вулканизм, структуры и рудообразование: Тез. докл. VII Всесоюз. вулканологического совещ. (Иркутск, июнь 1992 г.). Иркутск, 1992. С. 42—43.

Брайцева О. А., Мелекесцев И. В., Евтеева И. С., Лупикина Е. Г. Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки. М., 1968. 227 с.

Брайцева О. А., Богоявленская Г. Е., Эрлих Э. Н. Геологическое строение Узонско-Гейзерной депрессии // Вулканизм, гидротермальный процесс и рудообразование. М., 1974. С. 10—32.

Брайцева О. А., Мелекесцев И. В., Пономарева В. В. и др. Геодинамика и вулканизм Курило-Камчатской островодужной системы. Петропавловск-Камчатский, 2001. 428 с.

Генкал С. И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб., 1992. С. 3—128.

Генкал С. И., Вехов Н. В. Новые данные к флоре *Bacillariphyta* водоемов архипелага Новая Земля и о. Вайгач // Биол. внутр. вод. 2004. № 2. С. 3—10.

Генкал С. И., Иешко Т. А. Материалы к флоре *Bacillariophyta* водоемов Карелии. Кончезеро. II. *Pennatophyceae* // Альгология. 1998. Т. 8. № 4. С. 394—399.

Генкал С. И., Иешко Т. А., Чекрыжева Т. А. Материалы к флоре *Bacillariophyta* водоемов Карелии. Пертозеро. *Pennatophyceae* // Альгология. 1997. Т. 7. № 4. С. 396—399.

Генкал С. И., Комулайнен С. Ф., Материалы к флоре *Bacillariophyta* водоемов Карелии (Россия). Бассейн р. Лижмы // Альгология. 2000. Т. 10. № 1. С. 63—66.

Генкал С. И., Лупикина Е. Г., Лепская Е. В. *Cyclotella tripartita* (*Bacillariophyta*) из озер Камчатки и Забайкалья // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 3. С. 426—435.

Генкал С. И., Семенова Л. А. Новые данные к флоре *Bacillariophyta* Обского Севера // Биол. внутр. вод. 1999. № 1—3. С. 7—20.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Интересные и новые для России представители рода *Aulacosira* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 117—122, 174, 175.

Генкал С. И., Харитонов В. Г. Новые данные о редком для России виде *Achnanthes gracillima* Hust. (*Bacillariophyta*) // Новости систематики низших растений. 2006. Т. 40. С. 44—48.

Давыдова Н. Н., Моисеева А. И. Aulacosira Thw. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб., 1992. Т. 2. Вып. 2. С. 76—85.

Егорова И. А. Возраст и палеогеографические условия формирования вулканогенно-осадочных отложений Узон-Гейзерной кальдерной депрессии на Камчатке // Вулканология и сейсмология. 1993. № 2. С. 27—43.

Куренков И. И. Зоопланктон озер Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 2005. 178 с.

Корнева Л. Г., Генкал С. И. Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона волжских водохранилищ // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги / Отв. ред. В. Н. Яковлев. Ярославль, 2000. С. 5—112.

Ланге-Берталот X., Генкал С. И., Вехов Н. В. Дополнения к флоре пресноводных *Bacillariophyta* Российской Арктики // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 5. С. 51—54.

Лепская Е. В. Особенности биоты двух озер как реакция на поствулканическую деятельность вулкана Дикий Гребень (Южная Камчатка) // Тез. докл. 1-й Международной конференции «Вулканизм и биосфера». Туапсе, 1998. С. 67—68.

Лепская Е. В. Aulacoseira subarctica (O. Müller) Haworth (*Bacillariophyta*) в озерах Камчатки // Матер. XI Съезда РБО. Барнаул, 2003. С. 121—122.

Лепская Е. В., Лупикина Е. Г., Маслов А. В. и др. К характеристике альгофлоры пелагиали некоторых озер Камчатки // Чтения памяти В. Я. Леванидова. Владивосток, 2003. Вып. 2. С. 272—286.

Лосева Э. И., Стенина А. С., Марченко-Вагапова Т. И. Кадастр ископаемых и современных диатомовых водорослей Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2004. 160 с.

Маренина Т. Ю. Вулкан Хангар в Срединном хребте Камчатки // Тр. лаборатории вулканологии АН СССР. М., 1959. Вып. 17. С. 3—63.

Моисеева А. И. Расчленение континентальных отложений неогена Дальнего Востока по диатомеям // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1995. Т. 3. № 5. С. 92—105.

Новейшие отложения и палеогеография плейстоцена Западной Камчатки. М., 1978. 124 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Диатомовые водоросли. М., 1951. Вып. 4. 619 с.

Харитонов В. Г. Представители семейства *Achnanthaceae* (*Bacillariophyta*) в пресных водоемах Берингии // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 4. С. 53—61.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finland // Beh. Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. 1953. Vol. 4. N 1. S. 3—158.

Karayeva N. I., Genkal S. I. The diatoms of the genus *Navicula* Bory (*Bacillariophyta*) in the Volga river // Limnologica. 1993. Vol. 23. N 4. P. 309—321.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 1: *Naviculaceae* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1986. 876 S.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 2: *Epithemiaceae, Bacillariaceae, Surirellaceae* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1988. 596 S.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae Teil 4: *Achnanthaceae.* Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (*Lineolatae*) und *Gomphonema.* Gesamtliteraturverzeichnis // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1991. 437 S.

Lange-Bertalot H. Navicula sensu stricto: 10 genera separated from *Navicula* sensu lato *Frustulia* // Diatoms of Europe. 2001. Vol. 2. 526 p.

Lange-Bertalot H., Külbst K., Lauser T. et al. Diatom taxa introduced by Georg Krasske. Documentation and Revision // Iconographia Diatomologica. 1996. Vol. 3. 358 s.

Werum M., Lange-Bertalot H. Diatoms in springs from Central Europe and elsewhere under the influence of hydrogeolgy and anthropogenic impacts // Iconographia Diatomologica. 2004. Vol. 13 P. 3—417.

SUMMARY

The first electron-microscopic examination of the material from a volcanic lake Khangar (Kamchatka) has revealed a peculiar species composition of diatoms (50) from 20 genera. The representatives of the genus *Achnanthes* (18) are dominant among diatom species. The dominant complex is formed by *Aulacoseira subarctica*, *A. lirata*, *Cyclotella tripartita*, *Asterionella formosa.* 11 rare and 4 new to the flora of Russia members of *Bacillariophyta* have been found.

© В. Н. Годин, Е. А. Басаргин

МОРФОЛОГИЯ ЦВЕТКОВ *POTENTILLA BIFURCA* (*ROSACEAE*) В СВЯЗИ С ПОЛОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЕЙ

V. N. GODIN, E. A. BASARGIN. FLOWER MORPHOLOGY OF *POTENTILLA BIFURCA* (*ROSACEAE*) IN CONNECTION WITH SEX DIFFERENTIATION

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383) 330-19-86
E-mail: godin@ngs.ru
Поступила 12.01.2007

У двудомного растения *Potentilla bifurca* изучена морфология 800 цветков, собранных в естественных условиях Горного Алтая и Тувы. Четко выделяется 2 типа цветков: тычиночные и пестичные. В тычиночных цветках отмечается частичная редукция женской генеративной сферы, а в пестичных цветках — частичная редукция тычинок. В обоих типах цветков сохраняются рудименты органов противоположного пола. Типы цветков различаются по размерам частей околоцветника, андроцея и гинецея. Обсуждаются гипотезы, объясняющие наличие полового диморфизма по размерам околоцветника у цветковых растений.

Ключевые слова: *Potentilla bifurca*, цветок, морфология.

Цветок издавна является объектом пристальных и разносторонних морфологических и физиологических исследований, которые необходимы как для решения практических задач, так и для теоретических обобщений, раскрывающих закономерности органического мира (Первухина, 1979). Начиная с работ Ч. Дарвина (1948), в литературе неоднократно обсуждаются вопросы о различиях цветков разных половых типов по размерам околоцветника, форме венчика, нектаропродуктивности, числу образуемых семян и т. д. (Bawa, Opler, 1975; Lloyd, Webb, 1977; Демьянова, 1990, и др.). В англоязычной литературе такие различия получили название «вторичные половые признаки цветка» (Lloyd, Webb, 1977). Лучше всего эти вопросы изучены у гинодиэцичных и диэцичных видов (Gender.., 1999).

Половой диморфизм (или полиморфизм) — наличие различий между двумя (или более) классами особей или цветков по первичным или вторичным половым признакам. Первичные половые признаки — наличие или отсутствие андроцея и гинецея в цветке. К вторичным половым признакам относят морфологические различия цветков (размер лепестков, форма венчика, нектаропродуктивность и т. д.) или биологические различия особей (особенности жизненного цикла: фенология, смертность и т. д.) разных половых типов (Меликян, 2000; Годин, 2007).

Еще Дарвином (1948) было обнаружено, что у одних родов (*Thymus* и *Echium*) пестики женских цветков обычно короче, а их рыльца шире, чем у обоеполых. У других родов (*Satureja*) соотношение обратное: пестик женских цветков длиннее, чем у гермафродитных. H. Baker (1948) установил, что у 76 гинодиэцичных и гиномоноэцичных видов размер венчика пестичных цветков меньше, чем у гермафродитных. K. Bawa и P. Opler (1975) обнаружили, что у 14 из 20 диэцичных видов диаметр венчика тычиночных цветков меньше, чем пестичных. Как показала Е. И. Демьянова (1990), в семействах *Lamiaceae* и *Caryophyllaceae* гермафродитные цветки всегда крупнее пестичных. Напротив, в семействах *Campanulaceae* и *Scrophulariaceae* половые формы цветков не строго дифференцированы по размеру, и по внешнему виду трудно судить о принадлежности цветков к тому или иному половому типу.

Половой диморфизм по размерам околоцветника зависит от способа опыления, географического распространения и, возможно, от системы размножения (Delph

et al., 1996). У растений умеренной зоны с биотическим способом опыления чаще всего тычиночные цветки имеют более крупные околоцветники, чем пестичные. У тропических растений с биотическим способом опыления равновероятны случаи более крупных как тычиночных, так и пестичных цветков. У анемофильных моноэцичных и диэцичных видов околоцветники тычиночных цветков чаще более крупные, чем пестичных. У гинодиэцичных видов во всех изученных случаях околоцветники гермафродитных цветков крупнее, чем пестичных. Анализ литературных источников показывает, что имеются различия между размерами околоцветника цветков разных половых типов.

В качестве объекта исследования выбрана *Potentilla bifurca* L. (лапчатка двувильчатая) из сем. *Rosaceae* — травянистое длиннокорневищное многолетнее растение. Согласно литературным данным, она образует 2 типа цветков: тычиночные и пестичные (Wolf, 1908). Однако сведения о морфологических особенностях этих типов цветков в литературе отсутствуют. В связи с этим целью данной работы явилось изучение полового диморфизма в строении цветков *Potentilla bifurca*.

Материал и методика

Материал собирали в 2001—2005 гг. в естественных условиях Горного Алтая и Республики Тыва. Изучена морфология 400 пестичных и 400 тычиночных цветков *P. bifurca* в 20 ценопопуляциях. Размеры частей цветков измеряли под бинокуляром МБС-1. Производили измерения следующих частей цветка: диаметр чашечки, длина и ширина наружного чашелистика, длина и ширина внутреннего чашелистика, диаметр венчика, длина и ширина лепестка, длина и ширина пыльника, длина тычиночных нитей наружного и внутреннего круга, длина стилодия, диаметр рыльца, длина и ширина завязи. Подсчитывали число наружных и внутренних чашелистиков, лепестков, тычинок (стаминодиев в пестичных цветках), пестиков. В каждом цветке все эти признаки определяли в 5 повторных измерениях. Данные по тычиночным и пестичным цветкам разных ценопопуляций объединяли для обобщенной характеристики половых типов цветков. Все данные обработаны методами вариационной статистики (Зайцев, 1984; Шмидт, 1992). Для каждого изучаемого признака определяли пределы варьирования признака (min-max), среднее значение (M), его ошибку (m). Сравнение средних арифметических проводили с помощью t-критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в таблице.

Морфометрические показатели пестичных и тычиночных цветков *Potentilla bifurca*

Признак	Min-Max	M ± m	P
Диаметр венчика, мм	8.2—17.2* / 10.0—17.3	11.7 ± 0.1 / 13.2 ± 0.1	$<1 \times 10^{-7}$
Длина лепестка, мм	3.0—7.2 / 3.6—7.6	4.6 ± 0.04 / 5.2 ± 0.05	$<1 \times 10^{-7}$
Ширина лепестка, мм	2.1—5.8 / 2.5—6.0	3.6 ± 0.03 / 4.1 ± 0.04	$<1 \times 10^{-7}$
Диаметр чашечки, мм	6.8—12.5 / 7.4—14.2	9.0 ± 0.09 / 10.0 ± 0.1	$<1 \times 10^{-7}$
Длина наружного чашелистика, мм	1.4—5.2 / 1.3—5.9	2.75 ± 0.02 / 2.97 ± 0.02	$<1 \times 10^{-5}$

Признак	Min-Max	M ± m	P
Ширина наружного чашелистика, мм	0.6—2.0 / 0.5—2.2	1.08 ± 0.01 / 1.18 ± 0.01	$<1 \times 10^{-7}$
Длина внутреннего чашелистика, мм	2.0—4.2 / 2.6—5.1	2.97 ± 0.02 / 3.50 ± 0.03	$<1 \times 10^{-7}$
Ширина внутреннего чашелистика, мм	1.6—3.2 / 1.5—3.4	2.42 ± 0.02 / 2.45 ± 0.02	**0.09**
Число тычинок, шт.	19.0—25.0 / 19.0—22.0	20.0 ± 0.2 / 19.95 ± 0.1	**0.54**
Длина пыльника, мм	0.3—0.9 / 0.7—1.6	0.51 ± 0.005 / 1.15 ± 0.01	$<1 \times 10^{-7}$
Ширина пыльника, мм	0.2—0.4 / 0.4—1.2	0.31 ± 0.003 / 0.86 ± 0.008	$<1 \times 10^{-7}$
Длина тычиночных нитей:			
внутреннего круга, мм	0.5—1.5 / 1.0—2.2	0.75 ± 0.007 / 1.67 ± 0.01	$<1 \times 10^{-7}$
наружного круга, мм	0.6—1.75 / 1.5—3.0	0.97 ± 0.009 / 2.35 ± 0.02	$<1 \times 10^{-7}$
Число пестиков, шт.	23.0—74.0 / 25.0—45.0	47.3 ± 0.4 / 33.8 ± 0.3	$<1 \times 10^{-7}$
Длина стилодия, мм	1.0—1.7 / 0.2—0.9	1.33 ± 0.01 / 0.58 ± 0.005	$<1 \times 10^{-7}$
Диаметр рыльца, мм	0.2—0.4 / 0.05—0.2	0.25 ± 0.002 / 0.11 ± 0.001	$<1 \times 10^{-7}$
Длина завязи, мм	0.4—0.8 / 0.1—0.3	0.60 ± 0.006 / 0.21 ± 0.002	$<1 \times 10^{-7}$
Ширина завязи, мм	0.3—0.7 / 0.1—0.2	0.46 ± 0.004 / 0.17 ± 0.001	$<1 \times 10^{-7}$

Примечание. P — достоверность различий 2 среднеарифметических значений признаков. Жирным шрифтом отмечены недостоверные различия. «*» над чертой приведены данные для пестичных цветков, под чертой — для тычиночных цветков.

Морфология цветков описана согласно Ал. А. Федорову и З. Т. Артюшенко (1975), с уточнениями Н. В. Первухиной (1979). Названия половых типов цветков приведены в соответствии с последними методическими рекомендациями (Gender.., 1999; Меликян, 2000; Годин, 2007).

Результаты исследования

Исследование показало, что у *P. bifurca* образуются цветки 2 типов — тычиночные и пестичные на разных особях, т. е. это типичное диэцичное растение.

Пестичные цветки

Околоцветник. Цветки симметричные, актиноморфные, пентамерного строения. Части околоцветника и андроцея расположены циклически, гинецея — по спирали. Околоцветник состоит из 3 кругов, андроцей — из 2. Все части цветка свободные. Околоцветник двойной: дифференцирован на чашечку и венчик. Цветоложе

полушаровидное. Основания чашелистиков, лепестков и тычинок, срастаясь с цветоложем, образуют гипантий блюдцевидной формы.

Чашечка подпестичная, раздельнолистная, зеленая, от 6.8 до 12.5 мм в диам. (см. таблицу). Чашелистики в раскрывшемся цветке расположены перпендикулярно относительно вертикальной оси цветка. Число чашелистиков наружного и внутреннего кругов равно пяти. Чашелистики опушены рыхлыми, прилегающими, короткими белыми волосками. Наружные чашелистики ланцетовидной формы, узкие, цельнокрайние, от 1.4 до 5.2 мм дл., от 0.6 до 2.0 мм шир. Внутренние чашелистики треугольной формы с заостренной верхушкой, цельнокрайние, плоские, от 2.0 до 4.2 мм дл., от 1.6 до 3.2 мм шир. Наружные и внутренние чашелистики прижаты к венчику. Для чашечки характерен обычный тип створчатого почкосложения (по классификации Первухиной, 1979). После отцветания чашечка засыхает и остается при созревающем плоде.

Венчик правильный, раздельнолепестный, опадающий после отцветания, от 8.2 до 17.2 мм в диам. Число лепестков обычно равно 5. Лепестки свободные, обратнояйцевидной формы, цельные, плоские, от 3.0 до 7.2 мм дл., от 2.1 до 5.8 мм шир. По характеру поверхности гладкие и голые. Окраска лепестков ярко-желтая. В раскрывшемся цветке лепестки перпендикулярны вертикальной оси цветка. Лепестки иногда незначительно перекрывают друг друга. Для венчика характерно собственное черепитчатое почкосложение (по классификации Первухиной, 1979).

Нектарники. Нектарники в пестичных цветках имеют дисковидную форму и расположены между лепестками и андроцеем.

Андроцей. Андроцей свободный, полимерный. В пестичных цветках пыльца в пыльниках не образуется. Тычинки представлены стаминодиями, что отразилось на размерах всех частей андроцея. Стаминодии прикреплены к цветоложу ниже пестиков, отогнуты от вертикальной оси цветка наружу. Число стаминодиев обычно равно 20: по 10 во внешнем и внутреннем кругах. Стаминодии наружного круга супротивны наружным чашелистикам, а внутреннего круга — лепесткам.

Нити стаминодиев прямые, цилиндрические, тонкие, короткие. По характеру поверхности голые, гладкие. Их длина различается: в наружном круге варьирует от 0.6 до 1.75 мм, а во внутреннем — от 0.5 до 1.5 мм.

Редуцированные пыльники яйцевидной формы, неподвижны, равны у всех стаминодиев в цветке. Длина редуцированных пыльников от 0.3 до 0.9 мм, их ширина от 0.2 до 0.4 мм.

Гинецей. Гинецей апокарпный, многопестиковый (от 23 до 74 пестиков). Пестик состоит из завязи, стилодия и рыльца. Пестики располагаются на цветоложе в виде головки.

Стилодии отходят почти от основания завязи, прямостоячие, прямые, голые, располагаются вертикально относительно оси цветка, длина их варьирует от 1.0 до 1.7 мм. На верхушке стилодия располагается маленькое, простое, полушаровидное, голое рыльце 0.25 мм в диам. После отцветания цветка стилодии остаются на завязях.

Завязь верхняя, яйцевидной формы, голая, одногнездная с одним семязачатком, 0.60 мм дл., 0.46 мм шир.

Тычиночные цветки

Околоцветник. По строению околоцветника тычиночные и пестичные цветки *P. bifurca* не различаются. Различия связаны только с размерами венчика и чашечки: околоцветник и его части у тычиночных цветков всегда крупнее, чем у пес-

тичных (см. таблицу). Например, диаметр чашечки пестичного и тычиночного цветка составляет 9.0 и 10.0 мм ($P < 1 \times 10^{-7}$) соответственно.

Андроцей. Наибольшие различия тычиночных и пестичных цветков наблюдаются как в строении, так и в размерах андроцея. В тычиночных цветках в пыльниках образуется пыльца. Пыльники неподвижные, прикреплены спинной стороной к тычиночной нити ниже середины. Связник эллиптической формы, является прямым продолжением тычиночной нити. Пыльники прямостоячие, расположены по вертикальной оси тычиночной нити, равные по величине, яйцевидной формы у всех тычинок. По характеру поверхности пыльники голые и гладкие, несоприкасающиеся друг с другом. Пыльник 4-гнездный, гнезда сближены попарно в 2 теки. Вскрываются пыльники боковыми щелями по одной в каждом гнезде.

В тычиночных цветках пыльники почти в 2.5 раза больше редуцированных пыльников в пестичных цветках: длина и ширина пыльников в тычиночных цветках 1.15 и 0.86 мм, пестичных цветках 0.51 и 0.31 мм соответственно. Тычиночные нити в тычиночных цветках более чем в 2 раза длиннее тычиночных нитей пестичных цветков. Так, длина тычиночных нитей внешнего и внутреннего кругов в тычиночных цветках 2.4 и 1.7 мм, в пестичных цветках 0.97 и 0.75 мм соответственно.

Гинецей. В отличие от пестичных цветков в тычиночных цветках наблюдается редукция гинецея, что коррелирует с уменьшением размеров гинецея и составляющих его элементов. Так, число редуцированных пестиков в тычиночных цветках в среднем равно 34, а в пестичных цветках число пестиков в среднем составляет 47 ($P = 1 \times 10^{-7}$). Стилодии в тычиночных цветках отходят от верхушки редуцированных завязей. Рыльце, стилодии и завязи тычиночных цветков в 2 раза меньше, чем у пестичных цветков.

Обсуждение

В результате наших исследований выявлены различия в размерах частей цветков разных половых типов у *P. bifurca*. К первичным половым признакам цветка данного вида следует отнести все признаки гинецея и андроцея. Различия в значениях первичных половых признаков между тычиночными и пестичными цветками вполне понятны и обусловлены процессами редукции андроцея в пестичных цветках и гинецея — в тычиночных. Исключение составляет только число элементов андроцея, одинаковое у обоих типов цветков. Вторичными половыми признаками у цветков *P. bifurca* являются большинство изученных признаков околоцветника, за исключением ширины внутреннего чашелистика. Однако морфологические различия тычиночных и пестичных цветков не строго выражены. Размеры венчика сильно варьируют, и по внешнему виду трудно судить о принадлежности цветка к тому или иному половому типу. Только просмотр большого материала и его статистическая обработка позволяют с достоверностью говорить о больших размерах тычиночных цветков в сравнении с пестичными.

Для объяснения наблюдающихся различий по размерам околоцветника у цветков разных половых типов в литературе существует 4 основные гипотезы: «мужской конкуренции», «коррелятивного развития», «женский конкуренции» и «защитной функции» (Gender.., 1999). Первые 2 гипотезы объясняют, почему тычиночные цветки имеют более крупные размеры околоцветника, чем пестичные. Для привлечения опылителей и успешности скрещивания в процессе эволюции под действием естественного отбора у растений околоцветник тычиночных цветков стал более крупным, чем у пестичных. Данная гипотеза получила многочислен-

ные подтверждения: цветки с более крупным околоцветником более привлекательны для опылителей (Bell, 1985; Galen, Newport, 1987; Ashman, Stanton, 1991; Eckhart, 1992; Johnson et al., 1995). Гипотеза «коррелятивного развития» исходит из предположения, что между лепестками и тычинками наблюдается согласованный рост и/или генетическая корреляция (Raab, Koning, 1988; Stanton, Young, 1994). Ряд исследователей (Baker, 1948; Plack, 1957) показали, что на рост венчика у гинодиэцичных видов влияют гормоны, выделяемые тычинками. Е. И. Демьянова (1990) высказывает предположение, что на размеры околоцветника у пестичных цветков гинодиэцичных видов более губительно влияет редукция пыльников и пыльцы, осуществляющаяся на ранней стадии, в сравнении с дегенерацией их на более поздней стадии. В тех немногочисленных случаях, когда у вида наблюдается андродиэция (наличие обоеполых и тычиночных цветков на разных растениях), редукции венчика тычиночного цветка не происходит (Дарвин, 1948). Гипотезы «мужской конкуренции» и «коррелятивного развития» не объясняют случаи, когда дифференциация по размеру околоцветника отсутствует или показывает обратную зависимость.

Гипотеза «женской конкуренции» базируется на предположении, что более крупный околоцветник у пестичных цветков необходим для привлечения насекомых-опылителей и, следовательно, успеха процессов опыления и оплодотворения. Гипотеза «защитной функции» не основывается на половом отборе и говорит о том, что более крупный околоцветник пестичных цветков служит для защиты генеративных органов цветка и развивающихся плодов (Bawa, Opler, 1975; Meagher, 1994). Подтверждение этой гипотезы — наличие видов, опыляемых животными и ветром, пестичные цветки которых крупнее тычиночных (Delph et al., 1996).

Для *P. bifurca* характерно преобладание вегетативного способа самоподдержания ценопопуляций: во всех изученных нами ценопопуляциях не обнаружено особей семенного происхождения (Басаргин, Годин, 2004). Однако в литературе описаны случаи семенного размножения *P. bifurca* в естественных местах обитания (Шафранова, 1970). В случае с *P. bifurca* зародыши в семенах могут возникать как в результате полового процесса, так и бесполого (апомиктичного). Косвенное подтверждение этого предположения — завязывание семян в пестичных цветках у близкородственного двудомного вида *P. moorcroftii* Wall. ex Lehm в опытах с изоляцией и/или кастрацией (Новожилова, 1982).

По всей видимости, в случае *P. bifurca* больший размер венчика тычиночного цветка по сравнению с пестичным может быть объяснен с помощью гипотез «коррелятивного развития» и «мужской конкуренции». Хотя вегетативное размножение у *P. bifurca* доминирует, половой процесс время от времени имеет место, и движущая сила эволюции — привлекательность для опылителей — не могла не привести к большему размеру венчика тычиночных цветков. В ряде случаев для тычиночных цветков *P. bifurca* обнаружено уменьшение размера лепестков, связанное с недоразвитием тычинок. Вероятно, меньший размер лепестков и чашелистиков у пестичных цветков связан именно с частичной редукцией андроцея в этом типе цветка. Дегенерация пыльцы в пестичных цветках *P. bifurca* привела к превращению тычинок в стаминодии, уменьшению размеров пыльников и длины тычиночных нитей. Дегенерация пыльцы, вероятно, происходит на поздней стадии, так как стаминодии внешне отличаются от тычинок только меньшими размерами. В результате этого дегенерация андроцея сказывается на уменьшении размеров венчика и его частей пестичного цветка.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦП «Интеграция» (1997—2000 гг.), 6-го конкурса-экспертизы 1999 г. проектов молодых ученых РАН (№ 276), 3-го Лаврентьевского конкурса молодых ученых СО РАН 2003 г. (№ 72), гранта президента РФ (МК-1088.2005.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Басаргин Е. А., Годин В. Н. Онтогенез лапчатки двувильчатой (*Potentilla bifurca* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2004. С. 174—177.

Годин В. Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 2. С. 98—108.

Дарвин Ч. Различные формы цветков у растений одного и того же вида // Сочинения. М.; Л., 1948. Т. 7. 231 с.

Демьянова Е. И. Половой полиморфизм цветковых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 36 с.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.

Меликян А. П. Половой полиморфизм // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции. СПб., 2000. Т. 3. С. 73—75.

Новожилова Н. Н. К антэкологии некоторых видов лапчаток Восточного Памира // Экология опыления растений. Пермь, 1982. С. 130—138.

Первухина Н. В. Околоцветник покрытосеменных. Л., 1979. 111 с.

Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л., 1975. 351 с.

Шафранова Л. М. О некоторых путях перехода от кустарников к травам в роде лапчатка (*Potentilla* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1970. 30 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1992. 288 с.

Ashman T.-L., Stanton M. L. Seasonal variation in pollination dynamics of sexually dimorphic *Sidalcea oregana* ssp. *spicata* (*Malvaceae*) // Ecology. 1991. Vol. 72. N 3. P. 993—1003.

Baker H. G. Corolla-size in gynodioecious and gynomonoecious species of flowering plants // Proc. Leeds Philos. Literary Soc. 1948. Vol. 15. N 1. P. 136—139.

Bawa K. S., Opler P. A. Dioecism in tropical forest trees // Evolution. 1975. Vol. 29. N 1. P. 167—179.

Bell G. On the function of flowers // Proc. Royal Soc. Lond. Ser. B. Biol. Sciences. 1985. Vol. 224. N 1235. P. 223—265.

Delph L. F., Galloway L. F., Stanton M. L. Sexual dimorphism in flower size // Amer. Natur. 1996. Vol. 148. N 2. P. 299—320.

Eckhart V. M. Resource compensation and the evolution of gynodioecy in *Phacelia linearis* (*Hydrophyllaceae*) // Evolution. 1992. Vol. 46. N 5. P. 1313—1328.

Galen C., Newport M. E. A. Bumble bee behavior and selection on flower size in the sky pilot, *Polemonium viscosum* // Oecologia. 1987. Vol. 74. N 1. P. 20—23.

Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Berlin, 1999. 305 p.

Johnson S. G., Delph L. F., Elderkin C. L. The effect of petal-size manipulation on pollen removal, seed set, and insect-visitor behavior in *Campanula americana* L. // Oecologia. 1995. Vol. 102. N 2. P. 174—179.

Lloyd D. G., Webb C. J. Secondary sex characters in plants // Bot. Rev. 1977. Vol. 43. N 2. P. 177—216.

Meagher T. R. The quantitative genetics of sexual dimorphism in *Silene latifolia* (*Caryophyllaceae*). II. Response to sex-specific selection // Evolution. 1994. Vol. 48. N 4. P. 939—951.

Plack A. Sexual dimorphism in *Labiatae* // Nature. 1957. Vol. 180. P. 1218—1219.

Raab M. M., Koning R. E. How is floral expansion regulated? // BioScience. 1988. Vol. 38. N 10. P. 670—674.

Stanton M. L., Young H. J. Selection for floral character associations in wild radish, *Raphanus sativus* L. // J. Evol. Biol. 1994. Vol. 7. N 3. P. 271—285.

Wolf Th. Monographie der Gattung *Potentilla* // Bibliogr. Bot. 1908. Hf 71. S. 1—715.

SUMMARY

The morphology of 800 flowers collected from dioecious plants of *Potentilla bifurca* in the wild of the Mountain Altai and Tuva has been studied. Two types of flowers (staminate and pistillate) are clearly distinguished, the former one with partly reduced female generative structures, and the latter one with the partial reduction of stamens. The rudiments of organs of the opposite sex in the flowers of both types remain. The types of flowers differ in the size of perianth parts, androecium and gynaecium. The hypotheses are discussed to explain the sexual dimorphism in the perianth size in the seed plants.

УДК 581.526.426.2 (470.22) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 10

© **И. Б. Кучеров,[1] С. А. Кутенков,[2] А. И. Максимов,[2] Т. А. Максимова,[2] Д. Е. Гибельбрант[3]**

НЕЗАБОЛОЧЕННЫЕ СОСНОВЫЕ ЛЕСА ЗАПОВЕДНИКА «КИВАЧ» (КАРЕЛИЯ)

I. B. KUCHEROV, S. A. KUTENKOV, A. I. MAKSIMOV, T. A. MAKSIMOVA, D. E. GIMELBRANT. UPLAND SCOTS PINE FORESTS OF KIVACH RESERVE (KARELIA)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[2] Институт биологии КарНЦ РАН
Петрозаводск
[3] Санкт-Петербургский государственный университет
Поступила 11.01.2007
Окончательный вариант получен 22.02.2007

По результатам доминантно-флористической классификации 125 геоботанических описаний из заповедника «Кивач», «ключевой» территории для Заонежской Карелии, выделено 8 синтаксонов незаболоченных сосновых лесов — 5 ассоциаций с 4 субассоциациями и 2 вариантами. Впервые описаны карельские сосновые леса на обнажениях карбонатных горных пород. Проанализировано географическое распространение выделенных синтаксонов, дано их сравнение с единицами флористической классификации растительности по Браун-Бланке.
Ключевые слова: сосновые леса, средняя тайга, Карелия, классификация растительности.

Сосняки — одна из важнейших формаций в растительном покрове таежной зоны Европейской России. Однако разнообразие сообществ сосновых (*Pinus sylvestris*)[1] лесов до сих пор выявлено с недостаточной полнотой. Наряду с дробными единицами классической доминантной классификации, требующими укрупнения по экологическим и флористическим критериям, по-прежнему существуют синтаксоны, нуждающиеся в новоописании. Последнее относится и к такому хорошо изученному региону, как среднетаежная Карелия.

Настоящая статья посвящена классификации незаболоченных сосновых лесов Заонежской Карелии. В ее основу положены геоботанические описания сосновых лесов в возрасте не менее 100—120 лет (VI класс возраста), собранные на территории заповедника «Кивач», которая может быть признана «ключевой» для всего Заонежья в силу своего ландшафтного разнообразия. Заповедник расположен в области контакта 4 ландшафтов — моренного с выходами докембрийских скальных пород (сельг), флювиогляциального, озерно-ледникового с выходами карбонатных пород и скального (Мунозерский кряж). Благодаря этому на сравнительно неболь-

[1] Номенклатура сосудистых растений приводится по С. К. Черепанову (1995), листостебельных мхов — по M. S. Ignatov, O. M. Afonina (1992), печеночных мхов — по N. A. Konstantinova с соавт. (1992), лишайников — по O. Vintikainen, T. Ahti и др. (1997).

шой площади можно наблюдать высокий уровень синтаксономического разнообразия растительных сообществ многих формаций (Кучеров и др., 2000, 2006).

Из 125 описаний, использованных при обработке, 15 выполнил J. Paal в 1976 г., прочие с 1996 по 2004 г. — И. Б. Кучеров при участии С. А. Кутенкова и А. И. Максимова. Все сборы мохообразных к описаниям определили А. И. Максимов и Т. А. Максимова, критические сборы лишайников — Д. Е. Гимельбрант. Классификация растительности выполнена с помощью доминантно-флористического метода, предполагающего уточнение объема синтаксонов, выделенных по доминантам, с помощью детерминантных групп экологически близких видов и проверку флористической однородности выделенных синтаксонов в объеме каждой из групп с использованием критерия Кокрена (Браунли, 1977; Васильевич, 1995, и др.). Предварительный вариант классификации опубликован ранее (Кучеров и др., 2006). По сравнению с ним из анализируемого массива исключено 8 описаний, признанных переходными, что не отразилось на объеме выделенных единиц. Заболоченные сосняки анализировались отдельно; им будет посвящена следующая статья.

Выделенные синтаксоны (кроме самого первого, представленного единственным описанием) сведены в фитоценотическую таблицу.

1. Сосняк лишайниковый (Cladino—Pinetum). В Заонежье представлен 2 субассоциациями, приуроченными соответственно к пескам и силикатным скалам.

1.1. Типичная субассоциация лишайниковых сосняков на песках практически не представлена на территории заповедника, поскольку в силу специфики пожарной истории старовозрастные лишайниковые боры на песках здесь отсутствуют. Лишь в центральной части нами был описан сосновый молодняк, формирующийся по гари верхового пожара 1964 г. Сомкнутость 1-го яруса древостоя, сформированного единичными старыми соснами, пережившими пожар, здесь составляет не более 0.05 при высоте 16—18 м. 2-й ярус общей сомкнутостью 0.4 представлен куртинами соснового молодняка 20—30-летнего возраста 4—7 м выс. На прогалинах отмечены единичные угнетенные экземпляры *Picea* × *fennica*, *Populus tremula*, *Salix starkeana* менее 1 м выс. В травяно-кустарничковом покрове господствуют *Calluna vulgaris* (50 %) и *Arctostaphylos uva-ursi* (12 %), обильны также всходы *Pinus sylvestris* (6—8 %). Проективное покрытие прочих видов (*Festuca ovina*, *Diphasiastrum complanatum*, *Hieracium filifolium* и др.) в сумме не превышает 4 %, *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* не отмечены. Общее покрытие мохово-лишайникового покрова составляет около 60 %. Господствуют пионерные виды бокальчатых и шиловидных кладоний (*Cladonia deformis*, *C. crispata*, *C. coccifera* s. l., *C. cervicornis* subsp. *verticillata* и др.), которым сопутствуют *Polytrichum piliferum* и *Stereocaulon glareosum.* В то же время *Cladina arbuscula* s. l. малообильна, а *C. rangiferina* и *C. stellaris* не найдены. Слой лесной подстилки не развит.

Наблюдаемая картина в целом типична для начальной стадии пирогенной сукцессии растительного покрова в сухих сосновых лесах. В то же время она существенно отлична от таковой на завершающей стадии этого процесса, характеризующейся господством кустистых кладин — *Cladina arbuscula* s. l., *C. rangiferina*, *C. stellaris* (Пушкина, 1960; Ипатов и др., 1991; Горшков, Горшков, 1992; Самойлов, Ипатов, 1995; Gorshkov, Bakkal, 1996, и др.; наблюдения 1993, 1999—2001 и 2006 гг. в Карелии, Архангельской обл. и Республике Коми). Такие сообщества на территории заповедника не представлены. Описанный нами молодняк не сопоставим с остальными сообществами, рассматриваемыми ниже, как по возрастному состоянию древостоя, так и по причине сукцессионной нестабильности своего флористического состава, вследствие чего мы воздерживаемся от внесения соответствующего синтаксона в таблицу.

Лишайниковые боры на песках распространены весьма широко, будучи известными от крайнесеверной тайги до лесостепи (Рысин, 1975; Карпенко, 1980, и др.) и от песчаных плейстоценовых равнин севера Средней Европы (Matuszkiewicz, 1962; Passarge, 1963; Matuszkiewicz, Matuszkiewicz, 1973, и др.) до гор Центральной в Восточной Сибири (Сукачев, 1912; Семенова-Тян-Шанская, 1956; Ahti, Oksanen, 1990). В указанных пределах они представлены целым рядом замещающих географических вариантов — как широтных, так и долготных. Подробная классификация лишайниковых сосняков по типам местообитаний разработана в Финляндии (Oksanen, Ahti, 1982). Проблемы, встающие при флористической дифференциации лишайниковых сосняков на песках от экологически близких синтаксонов, рассмотрены ниже при обсуждении последних.

1.2. Скальная субассоциация (subass. polytrichetosum communis prov.). Лишайниковые скальные сосняки обычны на территории Заонежья. В заповеднике они приурочены к выходам габбро-диабазов по вершинам сельг и скалистым склонам северных и западных экспозиций. Древостой разрежен, сомкнутость крон составляет 0.1—0.3 при высоте (12) 14—17 м. Обычно видны следы повреждения деревьев верховым пожаром. Нередко имеется фрагментарно развитый 2-й ярус древостоя сомкнутостью 0.1—0.2 при высоте 5—7 (9) м, сформированный куртинами *Picea* × *fennica* либо *Betula pendula.* Подрост сосны и ели разрежен и угнетен, высота его не более 1.5 м; в подлеске обычны *Juniperus communis* и *Sorbus aucuparia.* Травяно-кустарничковый покров разрежен; покрытие его обычно не превышает 20—25 %, хотя иногда может достигать 60 %. Умеренно обильны лишь *Vaccinium vitis-idaea* и *Calluna vulgaris*; *Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa* и *Festuca ovina* малообильны при высокой степени постоянства (см. таблицу); *Arctostaphylos uva-ursi* встречается эпизодически.

Фитоценотическая характеристика незаболоченных сосняков заповедника «Кивач»

Виды	Синтаксоны						
	1	2	3	4	5	6	7
Число описаний	27	10	13	10	20	38	6
Сомкнутость крон и высота:							
1-го яруса древостоя	0.6 22	0.2 16	0.2 16	0.4 19	0.6 24	0.6 23	0.6 23
2-го яруса древостоя	0.2 12	0.1 7	— —	0.1 7	0.2 11	0.2 11	0.1 8
Общее покрытие, %:							
подроста и подлеска	19	9	18	25	13	19	16
травяного яруса	48	32	54	71	95	72	69
мхов и лишайников	97	93	79	72	26	87	98
Мощность подстилки, см	5	3	5	5	4	8	12
1-й ярус древостоя							
Pinus sylvestris	53 100	15 100	18 100	34 100	40 100	47 100	61 100
Betula pendula		20	2 38	6 60	6 57	2 46	1 33
Picea × *fennica*		10	8	2 20	3 62	2 49	2 17
Betula pubescens					4 24	3 27	
Populus tremula					3 33	14	
2-й ярус древостоя							
Picea × *fennica*	4	2 50		1 60	10 57	20 84	12 67
Betula pendula		2 50	31	2 40	5	14	

Виды	Синтаксоны													
	1		2		3		4		5		6		7	
Число описаний	27		10		13		10		20		38		6	
Pinus sylvestris	15	37		10	2	23	2	30				3		
Sorbus aucuparia				10			1	60		5		22		
Salix caprea								40		10		11		
Подрост и подлесок														
Juniperus communis			1	70	5	92	8	100		19	4	84	3	33
Sorbus gorodkovii					1	46		10						
Cotoneaster melanocarpus					3	92	2	100						
Lonicera pallasii s. l.						46		70		10		5		
Rosa majalis					2	69	4	70		24		11		
Daphne mezereum						15		80		24		5		
Lonicera xylosteum						8		40		14				
Alnus incana		7							1	48	1	41	1	83
Betula pubescens									1	29	1	35		50
Picea × fennica	1	70	5	100		31		50	1	67	10	97	11	83
Sorbus aucuparia			1	80	2	77	6	90	8	100	2	89	1	50
Salix caprea		11		40		46		70		38		70		100
Pinus sylvestris	19	96	2	70	4	62	2	60		5		24		17
Betula pendula		7		50		46		30	1	48		30		17
Populus tremula		7		30	1	15		40	2	62		22		17
Rosa acicularis				30			1	20	1	29		38		17
Salix starkeana				10					2	29		3		
Frangula alnus								30				5		
Травяно-кустарничковый ярус														
Festuca ovina			2	70	5	100	3	70		10		11		
Arctostaphylos uva-uris		15		10	18	85		20				8		
Trientalis europaea				20		8		30	2	95	2	81		
Avenella flexuosa			2	90		8	1	30	5	67	4	49		17
Calamagrostis epigeios						38		10						
Epipactis atrorubens						46								
Empetrum hermaphroditum					3	38	1	10						
Galium boreale					1	100	2	90		38				
Campanula rotundifolia				10		77	1	50		5				
Thymus serpyllum					8	85	1	30						
Hieracium agg. *bifidum*						23		60				11		
Viola rupestris s. l.						54		40						
Carex digitata					1	92	1	70	1	71		5		
Lathyrus vernus						46	4	100	3	76		8		
Melica nutans						54	2	70	1	52		11		
Calamagrostis arundinacea		4	1	30	1	46	14	100	24	100	1	100	1	67
Convallaria majalis				10	5	100	12	100	10	100	3	92		
Rubus saxatilis					3	100	8	100	8	95	3	76		
Solidago virgaurea						69	1	90	2	95	1	78		17
Angelica sylvestrus						8	1	50	2	81		14		
Fragaria vesca				10		15	1	70	1	48		5		
Brachypodium pinnatum							10	40	12	57		3		
Vicia sylvatica								30		14				

Виды	Синтаксоны													
	1		2		3		4		5		6		7	
Число описаний	27		10		13		10		20		38		6	
Luzula pilosa				50		23		50		81		68		33
Orthilia secunda						15	1	90	1	67	1	46		
Linnaea borealis						23	3	70	2	33	3	43		
Melampyrum sylvaticum									1	76		30		
Pyrola rotundifolia								10	2	57		3		
Viola nemoralis										43		3		
Gymnocarpium dryopteris									2	43				
Maianthemum bifolium						8		30	5	90	3	59		
Platanthera bifolia								10		33		24		
Dryopteris carthusiana				20						43		3		
Oxalis acetosella									1	38		3		
Cirsium heterophyllum										24		3		
Lycopodium annotinum										14		32		
Pyrola media										5	1	30		
P. chlorantha						15		20			1	19		
Melampyrum pratense		15	2	100	1	38	3	80	1	57	3	95	4	100
Goodyera repens						8		20		19		49		33
Vaccinium vitis-idaea	28	100	11	100	9	85	11	100	8	100	12	100	22	100
V. myrtillus	11	93	3	90		23	2	40	20	95	32	100	33	100
Calluna vulgaris	9	93	8	90		23		40		10	1	59	2	83
Geranium sylvaticum						38	7	90	2	90		32		
Chamaenerion angustifolium		4		10		15		30		67		35		33
Hieracium umbellatum				20	1	54	1	60		14		32		33
Lathyrus pratensis						38	1	70		5		14		
Antennaria dioica				10	1	62		20		10		11		
Diphasiastrum complanatum		19		10								16		33
Pimpinella saxifraga						46		70		5				
Knautia arvensis						31		60		5		5		
Hieracium agg. *caesium*				10	1	23		10				8		10
Vicia cracca						23	1	50						
Ledum palustre	1	7								5		5	8	17
Inula salicina						31		10						
Лишайниково-моховой ярус														
Cetraria islandica	1	78	2	20		8						8		
Dicranum congestum		33								5		11		17
Cladina stellaris	1	52	3	50	2	31						3		
Cladonia gracilis s. l.		30		50		31								
C. cornuta subsp. *cornuta*		26		20		23		10				3		17
Polytrichum commune		4	2	70					1	24	1	19		17
Cladonia uncialis		15	10	80		8								17
C. coccifera s. l.		7	1	60		23		10		5				
C. macroceras		4		40		8						3		
Stereocaulon paschale				50										17
Cladonia macrophylla			1	40										
C. crispata		15		50		46								
Ptilidium ciliare				60		38		10						17
Cladonia amaurocraea				10	1	46				5				

Продолжение таблицы

Виды	Синтаксоны													
	1		2		3		4		5		6		7	
Число описаний	27		10		13		10		20		38		6	
Cladonia chlorophaea s. l.		4		10		85				5				
Peltigera elisabethae						54								
P. canina s. l.						38								
Rhytidium rugosum						31								
Rhytidiadelphus triquetrus						31	2	70	6	71	1	41		
Dicranum polysetum	8	93	1	60		15		50	1	33	9	86	15	100
Ptilium crista-castrensis	1	19								5	2	46	1	83
Pleurozium schreberi	58	100	31	100	29	92	40	100	10	81	33	97	53	100
Hylocomium splendens	1	59		10	19	100	28	100	10	71	39	97	26	100
Cladina arbuscula s. l.	6	93	35	100	12	100		50		14		27	1	33
Dicranum scoparium	2	63	1	50	1	38		50	1	67	2	46		50
Cladina rangiferina	18	100	6	90	10	85		30		14		19		17
Polytrichum juniperinum		26	2	80		23				29		19		33
Brachythecium oedipodium									2	38		11		
Ditrichum flexicaule					2	62	1	30						
Tortella tortuosa					1	69		20						
Cladonia pyxidata s. l.		7		20		38		10						
Abietinella abietina						54		20						
Rhodobryum roseum										29		5		

Примечание. Синтаксоны: 1 — Vaccinio—Pinetum; 2 — Cladino—Pinetum polytrichetosum prov.; 3 — Thymo—Pinetum; 4, 5 — Calamagrostio arundinaceae—Pinetum brachypodietosum; 4 — вариант на доломитах; 5 — на диабазах; 6, 7 — Myrtillo—Pinetum; 6 — subass. calamagrostietosum; 7 —subass. inops. В левой части колонок — среднее проективное покрытие, в правой — постоянство. Виды в пределах детерминантных групп по ярусам расположены в порядке убывания встречаемости во всем массиве описаний, входящих в таблицу. При характеристике древостоя в левой части колонок — среднее сомкнутость крон, в правой — средняя высота. Исключены: виды со встречаемостью не более 10 % (для сопутствующих видов — 20 %) хотя бы в одном из синтаксонов; всходы древесных видов; эпилитные и эпифитные лишайники и мохообразные.

В сомкнутом мохово-лишайниковом покрове господствуют виды из рода *Cladina* (в основном *C. arbuscula* s. l.) при значительной доле участия *Pleurozium schreberi* (до 1/3) и *Cladonia uncialis* (до 10 %); обычны *Cladonia gracilis* s. l. и другие пионерные виды бокальчатых и шиловидных кладоний, а также печеночник *Ptilidium ciliare*, способный селиться как на голом камне, так и на малогумусной (Чертов, 1974) почве скальных карнизов (Ниценко, 1951). Господство и набор видов напочвенных лишайников обусловлены периодически повторяющимися пожарами. Однако благодаря сильно расчлененному сельговому рельефу частота последних ниже, чем в лишайниковых борах на песках: в среднем 1 пожар каждые 200 лет, тогда как в борах на песках — не менее 1—2 пожаров каждые 100 лет (Громцев, 1993). Повышенное обилие *Cladonia uncialis* характерно для скальных сосняков Восточной Фенноскандии в целом; западнее в условиях субатлантического климата согосподствующая роль «переходит» к *Racomitrium lanuginosum* (Sjörs, 1965; Påhlsson, 1994).

Слой подстилки слаборазвит, мощность его не превышает 1—2 (4) см. Несмотря на это, в понижениях нанорельефа из-за застоя влаги поверх скального водоупора происходит локальное заболачивание и наблюдается поселение *Polytrichum commune*, либо (реже) *Sphagnum russowii* или *S. capillifolium* (Яковлев, Воронова, 1959). Поселение сфагновых мхов еще более характерно для протяженных замкну-

тых понижений на вершинах сельг, а в Северном Приладожье — для карнизов на северных склонах необлесенных скал (Ниценко, 1951). В борах-беломошниках, на песках флювиогляциальных равнин с их провальной влагоемкостью почвы, подобное имеет место лишь по ложбинам стока, в замкнутых депрессиях и в полосе контакта леса и болота, где в результате формируются сосняки долгомошного типа (Самбук, 1932; Корчагин, 1940; Рысин, 1975, и др.).

На обнаженном камне обычны эпилитные лишайники (*Arctoparmelia centrifuga*, *Cladonia sulphurina*, *Stereocaulon saxatile*, *Umbilicaria deusta* и др.) и мхи (*Andreaea rupestris*, *Racomitrium microcarpon*), в равной мере типичные также для безлесных силикатных скал и отдельно лежащих валунов. Вследствие этого они исключены из числа детерминантных видов рассматриваемого синтаксона. К последним (наряду с *Polytrichum commune*) мы относим напочвенные лишайники сухих малогумусных кислых почв: *Cladonia uncialis*, *C. coccifera* s. l., *C. macrophylla*, *C macroceras*, *Stereocaulon paschale*; дифференциальными видами служат также *Ptilidium ciliare* и *Cladonia amaurocraea*, равно характерные для силикатных и карбонатных скальных субстратов. Кроме того, от сосняков брусничных лишайниковые скальные сосняки дифференцируются по наличию видов из группы пустошно-лесных ксеромезофитов (*Juniperus communis*, *Festuca ovina*); сюда же тяготеет и *Arctostaphylos uva-ursi*, хотя его встречаемость в лесах обоих типов одинакова. Другую дифференциальную группу, выраженную слабее, формируют светолюбивые лесные мезофиты — *Avenella flexuosa* и *Trientalis europaea.*

Лишайниковые скальные сосняки имеют сравнительно ограниченное распространение, в Европе будучи приурочены лишь к району Балтийского кристаллического щита. Помимо Карелии (Усков, 1930; Цинзерлинг, 1932; Рутковский, 1933; Соколова, 1936; Солоневич, Солоневич, 1936; Яковлев, Воронова, 1959; Виликайнен, 1974) они описаны с Кольского п-ова (Некрасова, 1938; Цветков, Семенов, 1985; Самбук, Журбенко, 1986; Нешатаев, Нешатаева, 2002), с севера Карельского перешейка (Дмитриева, 1973, 1979; Самбук, 1986а, 1986б), а также из Финляндии (Cajander, 1921; Jalas, 1950; Kalela, 1961; Kujala, 1961, 1979: Cladina-typ) и Скандинавии (Påhlsson, 1994: Pinus sylvestris-Cladonia spp.-typ).

В большинстве случаев сосняки лишайниковые скальные описывались сторонниками доминантной классификации как отдельная ассоциация либо особый тип леса. Однако мы рассматриваем эти сообщества в ранге особой субассоциации единой ассоциации лишайниковых сосняков, поскольку набор доминантов лишайникового покрова в целом идентичен как на песках, так и на скалах. Вдобавок для этих видов в значительной степени характерна фитоценотическая замещаемость (Самбук, Журбенко, 1986; Самойлов, Ипатов, 1995, и др.). Варьирование же обилия конкретных доминантов определяется прежде всего спецификой хода послепожарной восстановительной сукцессии, а также интенсивностью предшествовавшего ей пожара (Пушкина, 1960; Горшков, Горшков, 1992; Самойлов, Ипатов, 1995; Gorshkov, Bakkal, 1996; Нешатаев и др., 2002, и др.), но отнюдь не литологическими особенностями. В то же время особая скальная субассоциация может быть выделена по специфичному набору детерминантных видов напочвенных лишайников и мхов, тогда как субассоциация на песках дифференцируется сугубо негативно, в том числе по отсутствию *Avenella flexuosa.* Даже *Polytrichum piliferum*, казалось бы свойственный лишь соснякам на песках, на поверку оказывается присущим обоим синтаксонам (Самбук, Журбенко, 1986; наблюдения 2001 г. в Керетской Карелии). При сопоставлении лишайниковых сосняков на скалах и на песках *Cladonia uncialis*, *C. coccifera* s. l., *C. macroceras*, *Stereocaulon paschale* (севернее также *S. alpinum*) и *Polytrichum piliferum*, видимо, окажутся детерминантами ассоциации в це-

лом, тогда как *P. commune* и *Cladonia macrophylla* (а также *C. squamosa*, обычная на скальных породах более кислого состава) — ее скальной субассоциации. Последней мы даем предварительное название polytrichetosum communis, поскольку одной из важных черт экологической специфики данного синтаксона является локально протекающее заболачивание.

В крайнесеверной тайге Мурманской обл., возможно, должна быть выделена и 3-я субассоциация лишайниковых сосняков, также скальная, детерминантами которой выступают *Arctous alpina* и *Flavocetraria nivalis*. Отдельные участки таких сообществ отмечены и в Керетском Прибеломорье, на приморских «бараньих лбах» либо на скалистых островах, удаленных от берега (наблюдения 2001 г.).

2. Сосняк брусничный (Vaccinio—Pinetum). Обычен в растительном покрове песчаных флювиогляциальных равнин. Сомкнутость древостоя в возрасте 140—160 (320) лет варьирует то 0.3 до 0.8 при высоте 20—24 (26) м. Видны огневые шрамы от периодически повторяющихся беглых низовых пожаров: в среднем 1—2 пожара в 100 лет (Громцев, 1993); следы верхового пожара отмечены лишь эпизодически. Характерно активное подпологовое возобновление сосны (Яковлев, Воронова, 1959; Зябченко, 1977), жизненность которого возрастает по мере улучшения режима освещенности (Ястребов, Познанская, 1993). В «окнах» полога возобновление нередко выходит во 2-й ярус древостоя общей сомкнутостью 0.2—0.4 (0.7) при высоте 12—16 м. На участках, где возраст 1-го яруса превышает 300 лет, высота 2-го яруса достигает 19 м при возрасте 100—120 лет; фактически здесь формируется разновозрастный сосновый древостой. В остальных случаях наблюдается более или менее густой (иногда до 50 %) ярус подроста сосны 1.5—2 (4) выс. Возобновление ели нетипично.

Покрытие травяно-кустарничкового покрова обычно составляет 20—40, реже 50—60 %. Господствует *Vaccinium vitis-idaea*, которой почти всегда в той или иной степени сопутствует *V. myrtillus*. *Calluna vulgaris* отличается высоким постоянством, но гораздо менее обилен. На глазах авторов покрытие этого вида в обследованных насаждениях снизилось с 15—20 % в 1996 г. до 5—10 % в 2004 г. в ходе восстановления сообществ после очередного низового пожара. Прочие виды сосудистых растений встречаются эпизодически и в малом обилии.

В мохово-лишайниковом покрове согосподствуют *Pleurozium schreberi*, *Cladina arbuscula* s. l. и *C. rangiferina*. В зависимости от конкретных экотопов соотношение обилия этих видов крайне изменчива (в силу чего могут быть выделены различные доминантные модификации данного синтаксона, неотличимые по флористическому составу; см. также: Ипатов и др., 1991). В качестве сопутствующих видов выступают *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Cladina stellaris*. Бокальчатые и шиловидные кладонии (в основном *Cladonia gracilis* и *C. cornuta)* в ничтожно малом обилии сохраняются под «пологом» кустистых кладоний в качестве сукцессионных реликтов (Самойлов, Ипатов, 1995; Gorshkov, Bakkal, 1996). Более полный набор видов лишайников этой синузии представлен на приствольных повышениях сосны. Почвы сухие грубогумусные, намного реже грубогумусные (Чертов, 1974), с подстилкой мощностью соответственно 3—5 (6) и 7—8 см. Большая мощность подстилки соответствует насаждениям старше 200 лет с 2-ярусным древостоем.

Сообщества сосняков-брусничников — флористически самые бедные из всех рассматриваемых нами синтаксонов. Дифференциацию их следует считать негативной. То, что в данном массиве описаний дифференциальными видами этой ассоциации оказались *Cetraria islandica* и *Dicranum congestum* (см. таблицу) — скорее случайность. Первый из этих видов (как и *Arctostaphylos uva-ursi*) в сосняках-брусничниках на ровных участках (без выраженного смыва почвы) тяготеет исключи-

тельно к обочинам дорог и лесным тропинкам, второй с не меньшим успехом растет в лишайниковых скальных сосняках на гранитах (Ниценко, 1951). Негативный характер дифференциации сосняков брусничных порождает проблему их разграничения с лишайниковыми сосняками на песках, которые также дифференцируются негативно (см. выше). Если рассматривать лишайниковые боры на песках в ранге ассоциации, разграничить их с борами-брусничниками по флористическим критериям становится почти невозможно (разве что по отсутствию *Avenella flexuosa* в лишайниковых борах). Последнее косвенно свидетельствует в пользу точки зрения В. С. Ипатова с соавт. (Ипатов и др., 1991), рассматривающих сухие сосновые боры на песках как единый тип леса, хотя и состоящий из ряда ассоциаций. Проблема, однако, снимается при рассмотрении лишайниковых боров на песках в качестве одной из субассоциаций более широкой ассоциации лишайниковых сосняков, которая, взятая в целом, дифференцируется позитивно (см. выше).

Сосняки брусничные широко распространены в средней тайге Карелии (Усков, 1930; Цинзерлинг, 1932; Солоневич, Солоневич, 1936; Яковлев, Воронова, 1959; Виликайнен, 1974) и севера Карельского перешейка (Дмитриева, 1973), а также Архангельской обл. (Соколов, 1928; Архипов, 1932), Республики Коми (Самбук, 1932; Андреев, 1935; Корчагин, 1940; Лащенкова, 1954) и Западной Сибири (Крылов, 1961). Известны они и из южной тайги Ленинградской (Смирнова, 1928; Ниценко, 1960; Василевич, 1961; Самбук, 1986б), Новгородской (Рысин, 1975) и Ярославской (Курнаев, 1969) областей, а в Средней Сибири отмечены на Енисейском кряже (Семенова-Тян-Шанская, 1956). Как правило, они описаны под наименованием «Pinetum vacciniosum» либо (в зависимости от соотношения обилий компонентов мохово-лишайникового покрова) «P. cladino-vacciniosum» и «P. hylocomioso-vacciniosum». Сосняки брусничные обычны и в средней, и южной тайге Финляндии (Cajander, 1921; Jalas, 1950; Kujala, 1961: Calluna-typ, Vaccinium-typ) и Скандинавии (Sjörs, 1965: Pineto—Vaccinietum vitis-idaeae; Påhlsson, 1994: Pinus sylvestris—Vaccinium vitis-idaea-typ).

В северной тайге Карелии в качестве замещающего типа сообществ выступает сосняк воронично-брусничный, в кустарничковом покрове которого наряду с *Vaccinium vitis-idaea* обильны гипоарктические виды: *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre* и (в Прибеломорье) *Arctous alpina* (Цинзерлинг, 1932; Рутковский, 1933; Солоневич, 1934; Никольский, Изотов, 1936; Соколова, 1936; Яковлев, Воронова, 1959; Рысин, 1975: Pinetum empetroso-vacciniosum). Подобные сообщества обычны также в северной тайге Мурманской (Рысин, 1975; Цветков, Семенов, 1985; Нешатаев, Нешатаева, 1992) и Архангельской областей (Соколова, 1936; Сабуров, 1972; Цветков, Семенов, 1985) и Западной Сибири (Нешатаев и др., 2002). Из северной тайги Финляндии они известны как «Empetrum—Vaccinium-typ», в крайнесеверной тайге — возможно, также «Empetrum—Myrtillus-typ» (Cajander, 1921; Kalela, 1961; Kujala, 1979). Синтаксономический ранг воронично-брусничных сосняков нуждается в уточнении. Вероятно, они должны быть описаны в качестве особой субассоциации.

В крайнесеверной тайге Фенноскандии выделяется особый вариант сосняков воронично-брусничных, где в напочвенном покрове наряду с *Vaccinium vitis-idaea* доминирует *Calamagrostis lapponica* (Påhlsson, 1994: Pinus sylvestris—Calamagrostis lapponica-variant). Скорее всего, такие сообщества имеют место и на территории северо-западной Карелии.

В северной тайге Республики Коми (Корчагин, 1940; Лащенкова, 1954) и Западной Сибири (Нешатаев и др., 2002) описан также «сосняк лишайниково-зеленомошный» (Pinetum hylocomioso-cladinosum); сообщества под сходным названием

приводятся также для южной тайги северо-западных регионов России (Василевич, 1961). Статус таких сообществ также требует анализа. Вполне возможно, что они могут быть выделены лишь в качестве обедненного варианта (либо даже доминантной модификации) соответственно сосняков воронично-брусничных либо брусничных. Высказанные предположения, однако, сугубо предварительны и требуют подтверждения по результатам анализа большого объема полевых данных.

Не менее сложен вопрос о разграничении лишайниково-зеленомошных брусничников и сосняков брусничных со сплошным покровом из *Pleurozium*. Последние отмечены как на богатых почвах в северной тайге Архангельской обл. (где выступают как синтаксон, переходный к соснякам-черничникам; Сабуров, 1972; наши наблюдения 2006 г.), так и (намного чаще) в южной тайге. В пределах последней сосняки брусничные зеленомошные обычны на северо-западе Европейской России (Смирнова, 1928; Ниценко, 1959, 1960; Василевич, 1961; Самбук, 1986б; Ипатов и др., 1991), в Верхнем Поволжье (Курнаев, 1969) и Заволжье (Рысин, 1975). В травяно-кустарничковом покрове таких лесов нередко появляются *Lycopodium clavatum* и *L. annotinum*, *Diphasiastrum complanatum*, *Chimaphila umbellata*, в Северо-Западном регионе также *Convallaria majalis*. Пока нам трудно сказать, должны ли рассматриваемые синтаксоны быть отождествлены либо разделены, и если да, то в каком ранге.

3. Сосняк чабрецово-толокнянковый (Thymo—Pinetum). Сообщества этой ассоциации приурочены к выходам доломитов по берегам и на островах оз. Сундозеро. Как правило, они развиты узкой полосой вдоль верхней кромки береговых склонов северных и западных экспозиций либо на скалистых озерных мысах, тогда как в более удаленной от берега полосе развиваются леса, относящиеся к другим синтаксонам (см. ниже). Характерна особо частая повторяемость низовых пожаров (в значительной мере по вине рыбаков, посещающих острова): лишь за 10 последних лет сосняк на о-ве Рудник горел трижды.

Древостой разрежен, как и в сосняке лишайниковом. Сомкнутость его колеблется от 0.05 до 0.3—0.4 при высоте 13—17 (21) м, к сосне примешивается береза. 2-й ярус древостоя развит лишь местами, по составу аналогичен первому, сомкнутость крон не более 0.1 при высоте 7—12 м. Подрост в основном сосновый, отчасти также осиновый, высота его от 1 до 2.5 м при сомкнутости не более 0.2; единичный подрост ели угнетен. Развит богатый видами невысокий (до 1—1.5 м) подлесок с преобладанием *Juniperus communis*, *Sorbus aucuparia* и *Cotoneaster melanocarpus*. В отдельных случаях суммарное покрытие подроста и подлеска достигает 30—40 %. Травяно-кустарничковый покров развит преимущественно фрагментарно (20—60 %); шпалеры простратных кустарничков и полукустарничков чередуются с пятнами лишайников и мхов; редко покров кустарничков смыкается, достигая 90 % покрытия. Наибольшего обилия достигает *Arctostaphylos uva-ursi*. В число доминантов 2-го порядка входят *Vaccinium vitis-idaea*, *Thymus serpyllum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Festuca ovina*, а также *Convallaria majalis* и *Rubus saxatilis*. Покрытие мохово-лишайникового покрова варьирует от 20 до 100 %, в нем согосподствуют *Cladina arbuscula* s. l., *C. rangiferina*, *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Таежным зеленым мхам сопутствует мхи-кальцефиты (*Ditrichum flexicaule*, *Tortella tortuosa*, *Rhytidium rugosum*; см. таблицу). Почвы сухие грубогумусные, с мощностью подстилки 4—6 см. Лишь иногда подстилка может отсутствовать (сразу после пожара) либо, напротив, превышать по мощности 20 см. Выходы скальной породы покрывают эпилитные виды кальцефильных мхов (*Pseudoleskeella tectorum*, *Leskeella nervosa*, *Encalypta streptocarpa*, *Schistidium boreale*, *Anomodon* spp.) и сопровождающих их лишайников (*Diploschistes muscorum*, *Physconia muscigena*, *Xanthoparmelia somloënsis*).

Набор детерминантов данной ассоциации очень неоднороден. В нем сочетаются арктоальпийские и гипоарктические виды (*Sorbus gorodkovii*, *Empetrum hermaphroditum*, *Peltigera elisabethae*), полизональные кальцефиты (*Epipactis atrorubens*) и эрозиофилы (*Calamagrostis epigeios*, *Peltigera canina* s. l., *Cladonia chlorophaea* s. l.). От сосняков лишайниковых и брусничных синтаксон дифференцируется также присутствием видов сразу из нескольких групп. Это: 1) *Calamagrostis arundinacea* и другие виды из группы лесных мезофитов (*Convallaria majalis*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*), сопровождающие его в условиях средней тайги; 2) лесные мезофиты, более требовательные к плодородию почвы — *Carex digitata*, *Lathyrus vernus*, *Melica nutans*. Сюда же тяготеет *Rosa majalis*, на большей части территории Европейской России выступающая, однако, в качестве скорее поймен-но-лугового, нежели лесного вида; 3) светолюбивые пустошные, скальные и скально-луговые ксеромезофиты и мезофиты: *Thymus serpyllum*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Galium boreale*, *Campanula rotundifolia*, *Hieracium* agg. *bifidum*, *Viola rupestris*. Сходный характер экологической приуроченности в сосняках Заонежья наблюдается и у *Lonicera pallasii* s. l. Столь же разнородный набор дифференциальных видов характерен и для других родственных синтаксонов (Юдин, 1963; Bjørndalen, 1980a, 1980b, 1985; см. ниже). Это объясняется не только гетерогенностью скальных экотопов, но и особенностями генезиса флор сообществ известняковых обнажений, реликтовыми — плейстоценовыми (Юдин, 1963) либо раннеголоценовыми (Сабуров, 1972; Кучеров и др., 2006) — чертами в их составе.

В силу своей экологической специфики сообщества рассматриваемого типа встречаются спорадически. Они наблюдаются и в других местностях в пределах Заонежской Карелии (например, по берегам оз. Сандал), но неизвестны из других карельских регионов. Однако лишайниковые сосняки со значительным обилием *Arctostaphylos uva-ursi* и *Thymus serpyllum* описаны на богатых известью южных склонах округа Kuusamo в северо-восточной Финляндии (Jalas, 1950: Cladina-typ), а также на эстонских альварах (Linkola, 1929: Arctostaphylos—Calluna—Untertyp). Обобщенное описание чабрецово-толокнянковых сосняков северо-востока Европейской России дает Ю. П. Юдин (1963), который приводит их для задернованных известняковых обнажений южных склонов по берегам рек Мылы, Пижмы, Сойвы, Белой Кедвы и Илыча. Д. Н. Сабуров (1972) также упоминает о «сосновых редколесьях» на гипсовых обнажениях в среднем течении р. Пинеги, не приводя описаний. В 2006 г. редкостойные чабрецово-(*Thymus talievii*)-толокнянковые сосняки в верхней части различно экспонированных отвесных склонов гипсовых останцов в логах правобережья средней Пинеги наблюдались и нами. Видимо, они представляют собой один из вариантов замещающей северотаежной субассоциации в составе рассматриваемого синтаксона. Травяно-кустарничковый покров этих сосняков обогащен одновременно арктоальпийскими (*Dryas* spp.) и бореально-луговыми (*Astragalus danicus*) видами, значимого обилия достигает *Arctous alpina*. Другой вариант предположительно этой же субассоциации приводится для южных склонов известняковых обнажений севера Норвегии под наименованиями Epipacto atrorubentis-Betuletum (Bjørndalen, 1980a, 1985; Dierßen, 1996) и Pinus sylvestris—Epipactis atrorubens-variant (Påhlsson, 1994). Это сосняки со значительной долей участия *Betula pubescens*. В их напочвенном покрове согосподствуют *Arctostaphylos uva-ursi*, *Carex rupestris* и *Saxifraga oppositifolia*, регулярно встречается *Dryas octopetala* одновременно с *Carex digitata* и *Polygonatum verticillatum*.

Детальному сопоставлению всех упомянутых синтаксонов будет посвящена отдельная публикация. Травяные сосняки на карбонатных горных породах южной

Фенноскандии и Эстонии относятся к иному синтаксону и будут рассмотрены ниже.

От нашей ассоциации следу́ет отличать южнотаежные толокнянково-лишайниковые боры Северо-Запада России на крутых песчаных склонах, где в силу активно идущего поверхностного смыва почвы разрастается *Arctostaphylos uva-ursi* (Ниценко, 1959, 1960; Василевич, 1961; Рысин, 1975). Особняком стоят чабрецово-толокнянковые лишайниковые сосняки с можжевельником на крутых прогреваемых южных склонах песчано-щебнистых озов юга Финляндии. Эти сообщества рассматриваются как дериват Cladina-типа (Jalas, 1950: Pinus—Convallaria—Thymus—Cladina—Variante; Oksanen, Ahti, 1982: Thymus—Cladina nodum). Однако, хотя они и развиты на некарбонатных субстратах, их почвы по сравнению с таковыми ровных участков менее кислые (Oksanen, Ahti, 1982). Возможно, такие леса следует рассматривать как особую субассоциацию лишайниковых сосняков, переходную к соснякам на карбонатных породах. Для более строгих выводов требуется большее количество данных.

Сосняки лишайниковые, брусничные и чабрецово-толокнянковые естественным образом объединяются в группу ассоциаций лишайниковых и лишайниково-зеленомошных сосняков, детерминантными видами которой выступают *Cladina stellaris* и ряд пионерных видов кладоний (*Cladonia gracilis* s. l., *C. cornuta* subsp. *cornuta*, *C. cenotea*). Рассматриваемые ниже сосняки зеленомошные и травяно-зеленомошные не могут быть охарактеризованы в полном объеме как группа ассоциаций с помощью единого набора детерминантных видов.

4. Сосняк вейниковый (Calamagrostio arundinaceae—Pinetum). На территории юга Фенноскандии этот синтаксон представлен региональной скальной субассоциацией, выделяемой по высокой встречаемости и обилию *Brachypodium pinnatum.* Сообщества отмечены на склонах всех экспозиций. В травяном покрове господствуют лесные мезофиты: *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Rubus saxatilis.* Наряду с коротконожкой в меньшем обилии встречаются и другие виды, тяготеющие к богатым почвам от слабокислых до слабощелочных: *Angelica sylvestris*, *Fragaria vesca*, *Vicia sylvatica*, в ярусе кустарников — *Lonicera xylosteum*, *Daphne mezereum.* Высота подроста и подлеска не более 1.5 м. Лишайники нехарактерны. От сосняков черничных на более бедных и кислых почвах синтаксон дифференцируется видами из группы *Lathyrus vernus* (см. выше), от чабрецово-толокнянковых — умеренно тенелюбивыми видами из состава темнохвойно-таежного флористического комплекса (Толмачев, 1954), толерантными к субстратам различного химизма: *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda*, *Luzula pilosa* (см. таблицу). Представлено 2 флористически различных варианта.

4.1. Кальцефитный вариант на доломитах побережий Сундозера. Как правило, развивается в контакте с сосняками чабрецово-толокнянковыми, сменяя их по мере удаления от берега, и сопоставим с ними по частоте горимости. Сомкнутость древостоя варьирует от (0.1) 0.3 до 0.6 при высоте 17—21 м. 2-й ярус древостоя представлен единичными угнетенными деревьями сосны, березы и ели, сомкнутость его лишь иногда достигает 0.1—0.2 при высоте 7—9 м. В составе подроста сосна преобладает над елью. Выражен густой подлесок из *Juniperus communis* с участием *Cotoneaster melanocarpus*, *Lonicera pallasii*, *Rosa majalis*, *Daphne mezereum.* Единично отмечена *Tilia cordata.* Общая сомкнутость подроста и подлеска 0.2—0.5.

Покрытие травяного яруса изменяется в пределах от 50 до 80 %. Все виды-доминанты в нем представлены почти в равной пропорции (по 10—20 %), к их числу добавляется *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus* малообильна. В качестве дифференциальных видов выступают пустошно-лесные ксеромезофиты (группа *Juni-*

perus communis-Festuca ovina), а также скально-луговые ксеромезофиты и мезофиты, общие с сосняками чабрецово-толокнянковыми (группа *Galium boreale-Thymus serpyllym*; см. таблицу). Покрытие мохового покрова лишь изредка снижается до 30 %, обычно составляя 60—90 %; преобладают *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, появляется *Rhytidiadelphus triquetrus*; мхи-кальцефиты (*Ditrichum flexicaule*, *Tortella tortuosa*) малообильны. Мощность подстилки варьирует от 5—6 до 15—16 см.

Сообщества, близкие к данным, описаны на известняках материковой южной Финляндии, а также островов Готланд и Эланд (Bjørndalen, 1980a, 1985: Seslerio—Pinetum). В травяном покрове этих лесов наряду с вейником, ландышем и коротконожкой присутствует *Sesleria coerulea*, а также лесостепные виды — *Filipendula vulgaris*, *Asperula tinctoria*, *Scorzonera humilis*. Другой замещающий синтаксон описан на известняках юго-восточной Норвегии (Bjørndalen, 1980b, 1985: Convallario—Pinetum; Påhlsson, 1994: Pinus sylvestris—Convallaria majalis-typ), где представлен рядом вариантов. Доминирует *Convallaria majalis* совместно с *Arctostaphylos uva-ursi*, *Geranium sanguineum* и др., но *Calamagrostis arundinacea* и *Brachypodium pinnatum* отсутствуют. Видимо, здесь речь идет об иной (возможно, не об одной) ассоциации.

4.2. Типичный вариант приурочен к силикатным скальным породам основного состава (габбро-диабазам). Леса этого типа господствуют в растительном покрове Мунозерского кряжа, несколько чаще встречаясь на южных и восточных склонах. Изредка наблюдаются также на щебнистых озах. Горимость, видимо, такая же, как и у других типов сосновых лесов сельговых ландшафтов (в среднем 1 раз в 200 лет; Громцев, 1993) либо несколько меньшая.

Древостой достигает сомкнутости 0.6—0.7 при высоте 21—24 м; к сосне нередко примешиваются *Betula pendula*, *B. pubescens* либо *Populus tremula*. Обычно выражен 2-й ярус древостоя из *Picea* × *fennica* с сомкнутостью 0.2 при высоте (7) 11—13 (17) м. Ель преобладает и в составе подроста (где появляются также *Betula pubescens* и *Alnus incana*; см. таблицу). Судя по этим признакам, сосновые леса данного синтаксона, возможно, представляют собой длительно-производную стадию восстановления ельников вейникового типа, которые, однако, не наблюдались нами в регионе. Подлесок сформирован преимущественно *Sorbus aucuparia*. Общая сомкнутость подроста и подлеска 0.1—0.3.

Покрытие травяного яруса не менее 85 %; абсолютно преобладает *Calamagrostis arundinacea*. К числу доминантов 2-го порядка добавляется *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, напротив, малообильна. В молодняках в число доминантов нередко выходит *Avenella flexuosa*, покрытие которой впоследствии снижается.

Синтаксон характеризуется собственным набором детерминантов, тяготеющих к умеренно богатым слабокислым почвам среднего увлажнения: *Melampyrum sylvaticum*, *Pyrola rotundifolia*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Viola nemoralis*. Кроме того, он дифференцируется от кальцефитного варианта более тене- и влаголюбивыми представителями темнохвойно-таежного флористического комплекса (спутниками ели): *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Dryopteris carthusiana*, *Platanthera bifolia*, а также лугово-лесным *Cirsium heterophyllum*, характерным для более влажных почв (см. таблицу).

Моховой покров фрагментарен; покрытие его варьирует от 10 до 40 %, лишь иногда достигая 70 %; покрытие *Rhytidiadelphus triquetrus* сопоставимо с таковым *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Постоянно встречаются *Brachythecium oedipodium* и *Rhodobryum roseum*. Почвы модергрубогумусные (Чертов, 1974) с признаками задернения, подстилка не мощнее 5—6 см.

Леса рассматриваемого типа под наименованием «сосняк коротконожковый» приводились как ассоциация, характерная для заповедника «Кивач», без подробного описания (Ивантер, Тихомиров, 1988). Они известны также из южной Финляндии (Jalas, 1950: Melica—Lathyrus-typ; Kujala, 1979: Vaccinium—Rubus-typ) и с о-ва Готланд (Påhlsson, 1994: Pinus sylvestris—Lathyrus spp.—Rubus saxatilis-typ). Очень близкие сообщества на северо-востоке Карельского перешейка описаны как «сосняк травянисто-брусничный» (Ниценко, 1959).

Сосновые боры с совместным доминированием *Calamagrostis arundinacea* и *Brachypodium pinnatum* отмечены также в подзоне южной тайги восточного склона Урала, а также в лесостепи Кемеровской обл. и Хакасии и на выходах кристаллических пород в Северном Казахстане. В отличие от карельских, эти сообщества выраженно остепнены (Семенова-Тян-Шанская, 1956; Крылов, 1961). Типичные вейниковые боры обычны на камовых и зандровых песках и супесях в подзоне южной тайги Восточной Европы. Они известны от северо-восточной Польши (Sokołowski, 1979, 1980; см. ниже) до северной Эстонии (Linkola, 1929: Vaccinium—Fragaria-typ) и Северо-Запада России (Ниценко, 1959; Василевич, 1961; Самбук, 1986а) и далее Подмосковья, Поволжья и Заволжья (Курнаев, 1969; Рысин, 1975) вплоть до Южного Урала (Семенова-Тян-Шанская, 1956) и юга Западной Сибири (Крылов, 1961). В пределах этой территории они представлены целым рядом субассоциаций. В средней тайге вейниковые сосняки на камовых супесях отмечены на юго-западе Архангельской обл. (наблюдения 2005 г.).

5. Сосняк черничный (Myrtillo—Pinetum). Одна из наиболее обычных ассоциаций сосновых лесов, центральная в схеме эдафо-фитоценотических рядов сосновых лесов подзоны средней тайги (Сукачев, 1931; Цинзерлинг, 1932; Лащенкова, 1954; Яковлев, Воронова, 1959; Виликайнен, 1974). Она приурочена к умеренно кислым, преимущественно грубогумусным (Чертов, 1974) почвам в ландшафтах различных типов. Сомкнутость древостоя сосны варьирует от 0.5 до 0.8—0.9 (в среднем 0.6) при высоте (16) 22—24 м, в насаждениях старше 200—250 лет — 26—27 м. Обычен 2-й ярус ели различной степени густоты, а также умеренно густой еловый подрост 1.5—3 (4) м выс. Подрост сосны нехарактерен. Судя по этим признакам, сосновые леса данной ассоциации представляют собой лишь временную стадию в процессе восстановления черничных ельников, о чем неоднократно писали в литературе (Усков, 1930; Сукачев, 1931; Самбук, 1932; Цинзерлинг, 1932; Корчагин, 1940; Лащенкова, 1954; Яковлев, Воронова, 1959; Рысин, 1975; Карпенко, 1980, и др.). В силу этого в рамках скандинавской системы классификации сосняки-черничники, исходя из их сукцессионной тенденции, рассматриваются вместе с ельниками аналогичного типа (Påhlsson, 1994).

В подросте к *Picea* × *fennica* примешиваются *Betula pubescens* и *Alnus incana*. Подлесок малообилен. В него входят *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*, *Rosa acicularis*. Покрытие травяно-кустарничкового покрова составляет от 40—50 до 90 %, лишь иногда снижаясь до 20 % и менее. Господствует *Vaccinium myrtillus*, которой всегда сопутствует *V. vitis-idaea*. В сомкнутом моховом покрове преобладают *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Напочвенные лишайники нехарактерны. Детерминантами ассоциации выступают таежно-лесные мезофиты *Melampyrum pratense* (спутник черники) и *Goodyera repens*, а также зеленые мхи *Dicranum polysetum* и *Ptilium crista-castrensis*. В регионе могут быть выделены 2 субассоциации.

5.1. Сосняк вейниково-черничный (subass. calamagrostietosum arundinaceae). Обычен на песках и супесях (вплоть до легких суглинков) пологих склонов и выположенных дренированных депрессий флювиогляциальной равнины, а также в

верхней части склонов сельг и в средней части склонов щебнистых озов. В составе соснового древостоя характерна незначительная примесь ели и берез. 2-й ярус ели обычно достигает сомкнутости 0.2—0.6 (иногда до 0.8) при высоте (6) 9—13 (15) м, будучи совсем не выражен лишь изредка. Сомкнутость елового подроста иногда достигает 0.4—0.5. Покрытие мохового яруса при этом может снизиться до 30—50 %. В травяно-кустарничковом покрове в качестве доминанта 2-го порядка наряду с *Vaccinium vitis-idaea* выступает *Calamagrostis arundinacea*. Покрытие каждого из этих 2 видов обычно составляет 10—12 %. *Convallaria majalis* и *Rubus saxatilis* постоянны, но менее обильны, равно как и *Avenella flexuosa*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, хотя покрытие каждого из этих видов может эпизодически возрастать. Мощность подстилки обычно составляет 6—8, редко до 13—14 см.

Детерминантами субассоциации, как и ассоциации в целом, выступают виды из состава темнохвойно-таежного флористического комплекса. В данном случае это *Lycopodium annotinum*, *Pyrola media* и *P. chlorantha*. Помимо этого рассматриваемый синтаксон отличается от «бедных» черничников (см. ниже) по высокой степени постоянства как видов из группы *Calamagrostis arundinacea*, так и большинства представителей мезофильного темнохвойного-таежного мелкотравья из групп *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis* и *Maianthemum bifolium*, а также мха *Rhytidiadelphus triquetrus* (см. таблицу).

Субассоциация обычна в средней тайге Заонежья (Солоневич, Солоневич, 1936; Яковлев, Воронова, 1959) и Северного Приладожья (Ниценко, 1959; Самбук, 1986а). Она распространена также в южной Финляндии (Cajander, 1921; Kujala, 1961, 1979: Oxalis—Myrtillus-typ), равно как и в южной тайге равнинной части Европейской России от Ленинградской обл. (Ниценко, 1959, 1960; Самбук, 1986б) до Подмосковья, Поволжья и Заволжья (Рысин, 1975).

5.2. Сосняк черничный «бедный» (subass. inops). В силу основного состава подстилающих пород сообщества этого типа в регионе достаточно редки. Они отмечены преимущественно в верхней части северных склонов озов и сельг, в том числе по берегам лесных озер. Верхний ярус древостоя сформирован почти исключительно сосной. 2-й ярус ели представлен не более чем в половине случаев. Сомкнутость его не достигает 0.3 при высоте 6—12 м. Сомкнутость елового подроста также не превышает 0.3, что свидетельствует о замедлении сукцессионных процессов. Травяно-кустарничковый покров выраженно обеднен, в его составе отсутствуют не только *Calamagrostis arundinacea* и виды сходной экологии, но также большинство травянистых видов темнохвойно-таежной флоры, включая и *Maianthemum bifolium*, и даже *Trientalis europaea* и *Linnaea borealis* (см. таблицу). Одновременно несколько возрастают покрытие *Vaccinium vitis-idaea* и встречаемость *Calluna vulgaris*, в моховом покрове наблюдается единичная примесь *Cladina* spp. Однако дифференциацию этого синтаксона все же следует считать негативной. Мощность подстилки обычно достигает 12—18 см (влажные грубогумусные почвы; Чертов, 1974), поскольку скальная либо мелкощебнистая подпочва даже на крутых склонах выступает в качестве водоупора.

Рассматриваемая субассоциация вряд ли соответствует «типичным» соснякам черничным, широко распространенным во всех подзонах таежной зоны Европы на бедных почвах средней степени увлажнения (Соколов, 1926; Архипов, 1932; Рутковский, 1933; Андреев, 1935; Никольский, Изотов, 1936; Соколова, 1936; Лащенкова, 1954; Курнаев, 1969; Рысин, 1975, и др.; см. также: Cajander, 1921; Jalas, 1950; Kujala, 1961, 1979: Myrtillus-typ; Kalela, 1961: Vaccinium—Myrtillus-typ). Даже при отсутствии либо редкости *Calamagrostis arundinacea* для напочвенного покрова

«типичных» черничников характерны представители темнохвойно-таежного мелкотравья (как минимум, *Trientalis* и *Linnaea*), а также *Solidago virgaurea* и *Rubus saxatilis* (Самбук, 1932; Корчагин, 1940, и др.; наблюдения 1999—2000 гг. в верховьях р. Печоры и 2006 г. в нижнем течении р. Онеги). Более вероятно, что наш синтаксон является дериватом преимущественно северотаежной субассоциации сосняков багульниково-черничных (Рутковский, 1933; Соколова, 1936; Корчагин, 1940; Лащенкова, 1954; Рысин, 1975), для которых также характерна флористическая бедность. В пользу такого предположения свидетельствуют не только наблюдаемый рост мощности подстилки, но и эпизодическое появление *Ledum palustre*, чье покрытие в одном из описаний достигало 50 %.

Таким образом, в условиях Заонежской Карелии нами выделено 8 синтаксонов незаболоченных сосновых лесов — 5 ассоциаций с 4 субассоциациями и 2 вариантами, 1 ассоциация представлена только одной субассоциацией из числа известных в Карелии.

В отличие от многих отечественных авторов, мы не выделяем в качестве особого синтаксона сосняк вересковый («Pinetum callunosum»). Кратковременная стадия с увеличением обилия *Calluna vulgaris* может наблюдаться в сосняках самых разных типов, от лишайниковых до черничных, на ранних этапах их послепожарной демутации (Смирнова, 1928; Сукачев, 1931; Цинзерлинг, 1932; Яковлев, Воронова, 1959; см. также: Василевич, 1961; Рысин, 1975; Ипатов и др., 1991; Самойлов, Ипатов, 1995, и др.). Для нее невозможно выделить присущий ей набор видов-детерминантов с выраженной экологической спецификой. Calluna-тип финских авторов (Cajander, 1921, etc.) не вполне соотносится с сосняками-верещатниками российской традиции и в конкретных зональных условиях может соответствовать северотаежным соснякам воронично-брусничным (Påhlsson, 1994) либо среднетаежным лишайниково-зеленомошным брусничникам (Jalas, 1950).

Далее обсудим соответствие выделенных нами синтаксонов таковым системы флористической классификации растительности школы И. Браун-Бланке. При первоначальной обработке класса Vaccinio—Piceetea Br.-Bl. 1939, объединяющего таежные леса Европы и севера Сибири, сосняки северной и средней Европы отнесены к асс. Pineto—Vaccinietum myrtilli Br.-Bl. et Siss. 1939 подсоюза Piceion septentrionale типового союза Vaccinio—Piceion порядка Vaccinio—Piceetalia. При этом сосняки черничники соответствовали типовой субассоциации, брусничники и лишайниковые сосняки — отдельным вариантам субасс. arctostaphyletosum (Braun-Blanquet et al., 1939).

В настоящее время принято более дробное синтаксономическое подразделение лесов класса Vaccinio—Piceetea, однако оно не всегда отличается большей экологической определенностью. Например, лишайниковые сосняки как на песках, так и на скалах чаще всего объединяются в рамках единой асс. Cladonio (stellaris)—Pinetum boreale (Cajand, 1921) K.-Lund 1967 без дальнейшего подразделения на варианты. Упомянутую ассоциацию относят к союзу Phyllodoco—Vaccinion Nordh. 1936 (соответствующему субарктическим и субальпийским лесам и редколесьям), а тот, в свою очередь, к порядку Cladonio—Vaccinietalia K.-Lund 1967 (Kielland-Lund, 1967, 1981; Dierßen, 1996).

Фенноскандские лишайниково-зеленомошные и зеленомошные сосняки на бедных кислых почвах, как правило, относят к асс. Vaccinio vitis-idaeo—Pinetum Cajand. 1921 того же союза (Kielland-Lund, 1981; Dierßen, 1996), объединяющей разнотипные леса в пределах широкой амплитуды эколого-географических условий. В числе диагностических видов ассоциации приводятся *Dicranum fuscescens*, *D. spurium*, *Goodyera repens*, *Diphasiastrum complanatum*, *Pyrola chlorantha* (Dier-

ßen, 1996). Северотаежные брусничники Восточной Фенноскандии могут быть также выделены в особую субассоциацию либо вариант асс. Cladonio—Pinetum boreale (Matuszkiewicz et al., 1995: Vaccinium myrtillus-Variante; Морозова, Коротков, 1999: Cladonio—Pinetum vaccinietosum myrtilli Moroz. et Korotk. 1999). Северофенноскандским брусничникам с *Calamagrostis lapponica* отчасти соответствует ассоциация Calamagrostio lapponicae—Pinetum K.-Lund 1967 (Kielland-Lund, 1967). О полном соответствии этих синтаксонов говорить нельзя, так как в упомянутую ассоциацию включаются также сосняки багульниково-черничные (Matuszkiewicz et al., 1995).

Различные сообщества лишайниково-зеленомошных и зеленомошных сосняков на кислых грубогумусных песчаных и супесчаных почвах равнин севера и северо-востока Средней Европы описаны под исключительно многими наименованиями. В их числе Cladonio rangiferinae—Pinetum Kobendza 1930, Dicrano—Pinetum Preising et Knapp in Knapp ex Oberd. 1957, Leucobryo—Pinetum Matuszk. 1962, Peucedano—Pinetum Matuszk. 1962, Pyrolo—Pinetum Meusel 1951 и др. (Matuszkiewicz, 1962; Passarge, 1963; Passarge, Hoffmann, 1968; Matuszkiewicz, Matuszkiewicz, 1973; Endler, 1979; Oberdorfer, 1992; Ellenberg, 1996; Pott, 1995). Как правило, все эти ассоциации относят к союзу Dicrano-Pinion (Libb. 1933) Matuszk. 1962. Сравнение их как между собой, так и выделяемыми в России и странах Фенноскандии синтаксонами школ В. Н. Сукачева и А. Каяндера — крайне трудоемкая задача, в большинстве случаев требующая сопоставления протологов и потому выходящая за рамки журнальной статьи.

Южнотаежные черничные и брусничные зеленомошные сосняки Валдая описаны под наименованием Monotropo-Pinetum Korotk. 1991 (Коротков, 1991). В числе видов, характеризующих ассоциацию, приводятся *Juniperus communis*, *Hypopitys monotropa*, *Calluna vulgaris*, *Polygonatum odoratum*, *Trommsdorffia maculata*, *Hieracium umbellatum*, *Cladina stellaris* и др.

Об ассоциациях сосняков на карбонатных обнажениях Фенноскандии отчасти сказано выше. В последних обзорах эти сообщества наряду с сосняками вейниковыми на силикатных породах включают в состав асс. Melico—Pinetum Marker 1969. В свою очередь, упомянутую ассоциацию относят к союзу Cytiso ruthenici-Pinion Krausch 1962 и классу Pulsatillo—Pinetea (E. Schmidt 1936) Oberd. ap. Oberd. et al. 1967, который объединяет травяные (в том числе остепненные) сосновые боры на богатых почвах (Oberdorfer, 1992; Ellenberg, 1995; Dierßen, 1996). К диагностическим видам рассматриваемой ассоциации относят *Hepatica nobilis*, *Hieracium* agg. *murorum*, *Convallaria majalis*, *Galium boreale*, *Polygonatum odoratum*, *Campanula persicifolia*, *Geranium sanguineum*, *Lathyrus linifolius*, *Trifolium medium*, союза — *Carex digitata*, *Melica nutans*, *Juniperus communis*, *Rosa* agg. *mollis* (Dierßen, 1996). Многие из упомянутых видов в Карелии отсутствуют либо встречаются в составе совсем иных сообществ.

Географическим викариантом сосняка вейникового (однако не средне-, а южнотаежной субассоциации) выступает асс. Calamagrostio arundinaceae—Pinetum Sokoł. 1979, описанная из северо-восточной Польши (Sokołowski, 1979, 1980). В числе ее диагностических видов приводятся *Neottianthe cucullata*, *Gymnadenia conopsea*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Astragalus danicus*, *Thesium ebracteatum*, *Potentilla goldbachii* и др., отсутствующие либо редкие в вейниковый борах российского Северо-Запада (Ниценко, 1960; Василевич, 1961; Самбук, 1986б). Видимо, синтаксоны связаны непрерывной серией переходов: так, в Приокско-Террасном заповеднике (южное Подмосковье) нами были отмечены вейниковые сосняки с обилием *Neottianthe cucullata* (наблюдения 1993 г.).

Резюмируя сказанное с методической точки зрения, можно заключить, что синтаксоны, выделенные с помощью доминантно-флористического метода, соответствуют таковым традиционной доминантной классификации либо объединяют некоторые из последних, в то же время они характеризуются меньшим объемом и (нередко) большей эколого-географической определенностью по сравнению с синтаксонами системы Браун-Бланке. Использование критерия Кокрена при определении объема групп детерминантных видов, характеризующих синтаксоны, предварительно намеченные по доминантному принципу, позволяет добиться объективного и воспроизводимого разграничения единиц классификации.

Благодарности

Авторы признательны администрации и сотрудникам заповедника «Кивач» за помощь и поддержку при проведении полевых исследований, Т. Г. Полозовой (БИН РАН), А. Н. Сенникову (БИН РАН) и М. Д. Люблинской (ИЛИ РАН) за участие в полевых работах, J. Paal (Тартуский ун-т, Эстония) за предоставление неопубликованных геоботанических описаний, А. А. Заварзину (СПбГУ) за определение критических сборов *Peltigera*, В. И. Василевичу (БИН РАН) и В. С. Ипатову (СПбГУ) за ценные консультации и замечания в процессе написания статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. Н. Лесная растительность южного Тимана // Тр. Полярной комиссии. 1935. Т. 24. С. 7—64.

Архипов С. С. Заболачивание и типы лесов котласского леспромхоза. М., 1932. 77 с.

Браунли К. А. Статистическая теория и методология в науке и технике. М., 1977. 407 с.

Василевич В. И. К типологии лишайниковых и брусничных боров // Вестн. ЛГУ. 1961. Сер. 3: Биол. Вып. 2. № 9. С. 5—15.

Василевич В. И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 28—39.

Виликайнен М. И. Типы сосновых лесов Карелии // Сосновые леса Карелии и повышение их продуктивности. Петрозаводск, 1974. С. 22—31.

Горшков В. В., Горшков В. Г. Характеристики восстановления лесных экосистем после пожаров. СПб., 1992. 39 с.

Громцев А. Н. Ландшафтные закономерности структуры и динамики среднетаежных лесов Карелии. Петрозаводск, 1993. 160 с.

Дмитриева Е. В. Сосновые леса северо-запада Карельского перешейка // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 8. С. 1093—1106.

Дмитриева Е. В. Лишайниковые сосняки северо-запада Карельского перешейка // Вестн. ЛГУ. 1979. Сер. 3: Биол. Вып. 3. № 18. С. 59—71.

Зябченко С. С. Сосновые леса Европейского Севера. Л., 1984. 248 с.

Ивантер Э. В., Тихомиров А. А. Заповедник «Кивач» // Заповедники европейской части РСФСР. М., 1988. Т. 1. С. 100—128.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Трофимец В. И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 6. С. 818—828.

Карпенко А. С. Сосновые леса. Североевропейские сосновые леса // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 117—133.

Коротков К. О. Леса Валдая. М., 1991. 160 с.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. 1940. Вып. 2. С. 5—415.

Крылов Г. В. Леса Западной Сибири. М., 1961. 255 с.

Курнаев С. Ф. Основные типы леса боровых сосняков южной тайги Ярославской области // Сосновые боры подзоны южной тайги и пути ведения в них лесного хозяйства. М., 1969. 297 с.

Кучеров И. Б., Милевская С. Н., Тихомиров А. А. Сосудистые растения заповедника «Кивач» (Аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. М., 2000. Вып. 64. 108 с.

Кучеров И. Б., Филимонова Л. В., Кутенков С. А., Макисимов А. И., Максимова Т. А. Географическая структура лесных ценофлор заповедника «Кивач» // Тр. КарНЦ РАН. Петрозаводск, 2006. Вып. 10: Природа государственного заповедника «Кивач». С. 71—84.

Лащенкова А. Н. Сосновые леса // Производительные силы Коми АССР. 1954. Т. 3. Ч. 1. С. 126—156.

Морозова О. В., Коротков В. Н. Классификация лесной растительности Костомукшского заповедника // Заповедное дело. М., 1999. Вып. 5. С. 56—78.

Некрасова Т. П. Растительность альпийского и субальпийского поясов Чуна-тундры // Тр. Лапландского гос. заповедника. М., 1938. Вып. 1. С. 7—176.

Нешатаев В. Ю., Нешатаева В. Ю. Синтаксономическое разнообразие сосновых лесов Лапландского заповедника // Бот. журн. 1992. Т. 87. № 1. С. 99—121.

Нешатаев В. Ю., Потокин А. Ф., Томаева И. Ф. и др. Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. СПб., 2002. 154 с.

Никольский П. Н., Изотов И. И. Очерк растительности полосы вдоль Парандово-Ругозерского тракта // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 345—394.

Ниценко А. А. О процессах развития растительности на обнаженных скалах // Учен. записки ЛГУ. Сер. биол. наук. 1951. № 143. Вып. 30. С. 86—111.

Ниценко А. А. Очерки растительности Ленинградской области. Л., 1959. 141 с.

Ниценко А. А. Сосновые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. 1960. Сер. 3: Биол. Вып. 4. № 21. С. 22—33.

Пушкина Н. М. Естественное возобновление растительности на лесных гарях // Тр. Лапландского гос. заповедника. 1960. Вып. 4. С. 5—125.

Рутковский В. И. Типы лесов Кемского края АКССР // Тр. Ин-та изучения леса АН СССР. 1933. Т. 1. С. 1—97.

Рысин Л. П. Сосновые леса европейской части СССР. М., 1975. 212 с.

Сабуров Д. Н. Леса Пинеги. Л., 1972. 173 с.

Самбук С. Г. Классификация сосновых лесов Северного Приладожья // Бот. журн. 1986а. Т. 71. № 4. С. 441—449.

Самбук С. Г. Классификация лишайниковых и зеленомошных сосновых лесов северо-запада европейской части СССР // Бот. журн. 1986б. Т. 71. № 11. С. 1468—1479.

Самбук С. Г., Журбенко М. П. Классификация сосновых лесов бассейна р. Ливы (юго-запад Кольского полуострова) // Тр. I Молодежной конф. ботаников г. Ленинграда. Л., 1986. Ч. 2. С. 155—157. Деп. в ВИНИТИ 25.09.86, № 6847а-В-86.

Самбук Ф. В. Печорские леса // Тр. Бот. музея АН СССР. 1932. Т. 24. С. 63—245.

Самойлов Ю. И., Ипатов В. С. Пирогенные сукцессии напочвенного покрова сухих сосняков на песках // Вестн. СПбГУ. Сер. 3: Биол. 1995. Вып. 4. № 24. С. 58—66.

Семенова-Тян-Шанская А. М. Сосновые леса // Растительный покров СССР: Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» м. 1: 4 000 000. М.; Л., 1956. Т. 1. С. 217—248.

Смирнова З. Н. Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области // Тр. Петергоф. естеств.-науч. ин-та. 1928. № 5. С. 119—258.

Соколов С. Я. Типы леса Шуерецко-Сорокской дачи Сорокского лесничества // Лесоведение и лесоводство: Сб. Лесн. о-ва в Ленинграде. Вып. 2. Ленинград, 1926. С. 63—82.

Соколов С. Я. Краткий очерк типов леса внеленинградской группы учебно-опытного лесничеств Ленинградского Лесного института // Природа и хозяйство учебно-опытных лесничеств Ленинградского Лесного института. М., 1928. С. 37—46.

Соколова Л. А. Растительность района Лоухи-Кестеньгского тракта (Карелия) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 241—306.

Солоневич К. И. Геоботанический очерк района западной части Кемь-Ухтинского тракта (Карелия) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1934. Вып. 1. С. 53—87.

Солоневич К. И., Солоневич Н. Г. Геоботанический очерк района между станциями Кивач и Кяппесельга Кировской железной дороги (Карелия) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 395—459.

Сукачев В. Н. Растительность верхней части бассейна реки Тунгира Олекминского округа Якутской области // Тр. Амурской экспедиции. 1912. Вып. 16. 280 с.

Сукачев В. Н. Руководство к исследованию типов лесов. 3-е изд. М., 1931. 328 с.

Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л., 1954. 156 с.

Усков С. П. Типы лесов Карелии. Петрозаводск, 1930. 87 с.

Цветков В. Ф., Семенов Б. А. Сосняки Крайнего Севера. М., 1985. 115 с.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л., 1932. 376 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 991 с.

Чертов О. Г. Определение типов гумуса лесных почв: Методические указания. Л., 1974. 16 с.

Юдин Ю. П. Реликтовая флора известняков северо-востока европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1963. Вып. 4. С. 493—571.

Яковлев Ф. С., Воронова В. С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск, 1959. 190 с.

Ястребов А. Б., Познанская А. А. Анализ влияния древостоя на подрост в сосновых борах Карелии // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 5. С. 123—132.

Ahti T., Oksanen J. Epigeic lichen communities of taiga and tundra regions // Vegetatio. 1990. Vol. 86. N 1. P. 39—70.

Bjørndalen J. E. Kalktallskogar i Skandinavien — ett förslag till klassificering // Svensk. bot. tidskr. 1980a. Bd 74. Hf 2. S. 103—122.

Bjørndalen J. E. Phytosociological studies of basiphilous pine forests in Grenland, Telemark, SE Norway // Norw. J. Bot. 1980b. Vol. 27. N 3. P. 139—161.

Bjørndalen J. E. Some synchorological aspects of basiphilous forests in Fennoscandia // Vegetatio. 1985. Vol. 59. N 3—7. P. 211—224.

Braun-Blanquet J., Sissingh G., Vlieger J. Klasse der Vaccinio-Piceetea // Prodromus der Pflanzengesellschaften. 1939. Bd 6. 123 S.

Cajander A. K. Über Waldtypen in allgemeinen // Acta Forest. Fenn. 1921. Vol. 20. N 1. 41 S.

Dierßen K. Vegetation Nordeuropas. Stuttgart, 1996. 839 S.

Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl. Stuttgart, 1996. 1095 S.

Endler Z. Analiza geobotaniczna borów Wzniesień Piłackich // Fragm. Flor. Geobot. 1979. T. 25. N 4. P. 509—562.

Gorshkov V. V., Bakkal I. J. Species richness and structure variations of Scots pine forest communities during the period of 5 to 210 years after fire // Silva Fennica. 1996. Vol. 30. N 2—3. P. 329—349.

Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 1—85.

Jalas J. Zur Kausalanalyse der Verbreitung einiger nordischen Os-und Sandpflanzen // Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. 1950. Vol. 24. N 1. 360 S.

Kalela A. Waldvegetationszonen Finnlands und ihre klimatischen Paralleltypen // Arch. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. 1961. Vol. 16 (Suppl.). S. 65—83.

Kielland-Lund J. Zur Systematik der Kieferwälder Fennoscandiens // Mitt. flor.-zool. Arb.gem. N. F. 1967. Bd 11/12. S. 127—141.

Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO Norwegens // Phytocoenologia. 1981. Vol. 9. N 1—2. P. 53—250.

Konstantinova N. A., Potemkin A. D., Schljakov R. N. Check-list of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 87—127.

Kujala V. Über die Waldtypen der südlischen Hälfte Finnlands // Arch. Soc. Zool.-Bot. Fenn.Vanamo. 1961. Vol. 16 (suppl.). S. 14—22.

Kujala V. Forest site types of Finland // Commun. Inst. For. Fenn. 1979. Vol. 92. N 8. P. 1—45.

Linkola K. Zur Kenntnis der Waldtypen Eestis // Acta Forest. Fenn. 1929. Vol. 34. 73 S.

Matuszkiewicz W. Zur Systematik der natürlischen Kiefernwälder des mittel-und osteuropäischen Flachlandes // Mitt. flor.-soz. Arb.-gem. N. F. 1962. Bd 9. S. 145—186.

Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz J.-M. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski. Cz. 2. Bory sosnowe // Phytocoenosis. 1973. Vol. 2. N 4. P. 273—356.

Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz A., Matuszkiewicz J.-M. Zur Syntaxonomie der Waldgesellschaften im Nationalpark Oulanka, Nordost-Finnland // Aquilo. 1995. Ser. Bot. T. 35. S. 1—29.

Oksanen J., Ahti T. Lichen-rich pine forest vegetation in Finland // Ann. Bot. Fenn. 1982. Vol. 19. N 4. P. 275—301.

Oberdorfer E. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil 4: Wälder und Gebüsche. 2. Aufl. Jena, 1992. A. Textband: 282 S. – B. Tabellenband: 580 S.

Påhlsson L. (ed.). Vegetationtyper i Norden. Köpenhavn, 1994. 627 p.

Passarge H. Zur soziologischen Gliederung von Kieferwäldern in nordöstlischen Mitteleuropa // Arch. Forstw. (Berlin). 1963. Bd 12. N 11. S. 1159—1176.

Passarge H., Hoffmann G. Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes. V. 2 // Pflanzensoziologie. Jena, 1968. Bd 16. S. 199—219.

Pott R. Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2. Aufl. Stuttgart, 1995. 622 S.

Sjörs H. Forest regions // Plant cover of Sweden. Acta Phytogeogr. Suec. 1965. Vol. 50. P. 48—63.

Sokołowski A. W. Trzcinnikowo-sosnowy bor mieszany (Calamagrostio arundinaceae-Pinetum) w północno-wschodniej Polsce // Fragm. Flor. Gebot. 1979. T. 25. N 4. S. 485—492.

Sokołowski A. W. Zbiorowska lésne północno-wschodniej Polsci // Monogr. Bot. 1980. T. 60. S. 1—205.

Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M. et al. Checklist of lichens and allied fungi of Finland // Norrlinia. 1997. N 6. P. 1—123.

SUMMARY

On the basis of 125 relevés, collected in Kivach strict nature reserve, a key area for Karelia Onegensis, Russia, in 1996—2004, the 8 syntaxa of dry and fresh Scots pine forests, including 5 associations with 4 subassociations and 2 variants, are recognized according to the combined dominant-floristic approach to vegetation (Vasilevich, 1995). They are: 1 — Cladino-Pinetum (lichen-rich pine forest): 1 — typicum (on sand), 2 — polytrichetosum communis prov. (on silicate rock); 3 — Vaccinio-Pinetum (cowberry-lichen-moss pine forest on fluvial-glacial sand); 4 — Thymo-Pinetum (calcicolous thyme-bearberry-lichen-moss pine forest on dolomite outcrops); 5, 6 — Calamagrostio arundinaceae-Pinetum brachypodietosum pinnati (false brome-reedgrass pine forest on rock): 5 — variant on dolomite, 6 — on trap rock; 7, 8 — Myrtillo-Pinetum (bilberry-moss pine forest on sand, loamy sand, rosk, or esker): 7 — subass. calamagrostietosum (reedgrass-bilberry-moss pine forest); 8 — subass. inops (impoverished bilberry-moss pine forest). The units 4 and 5, found on dolomites, are described anew for Karelia and Russia as a whole. All the syntaxa, except No 1, are listed in the synoptic table and the geographical distribution of all the units is traced in the text. Each of the units is compared to those previously described from European Russia (following the classical dominant approach to vegetation) and Nordic countries (according to the Finnish site system), also to syntaxa recognized according to the Braun-Blanquet approach.

УДК 581.3 575.127 581.162 581.163 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 10

© О. Н. Воронова,[1] В. А. Гаврилова[2]

АПОСПОРИЯ У ПОДСОЛНЕЧНИКА *HELIANTHUS ANNUUS* (*ASTERACEAE*)

O. N. VORONOVA, V. A. GAVRILOVA. APOSPORY IN THE SUNFLOWER *HELIANTHUS ANNUUS* (*ASTERACEAE*)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: o_voronova@list.ru
[2] ГНУ ГНЦ РФ Всероссийский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
19000 С.-Петербург, ул. Б. Морская, 42
Факс (812) 571-87-28
E-mail: v.gavrilova@vir.nw.ru
Поступила 27.02.2007
Окончательный вариант получен 02.04.2007

В семязачатках ЦМС линий (ВИР 114, ВИР 116) культурного подсолнечника (*Helianthus annuus*), опыленных пыльцой многолетних диких видов, выявлены апоспорические зародышевые мешки. Они обнаружены независимо от времени после нанесения пыльцы и комбинаций опылений. Наибольшее количество апоспорических зародышевых мешков удалось получить при опылении ВИР 116 пыльцой *H. nutalli* или *H. occidentalis* (около 14 %), чуть меньше (10—12 %) в комбинации ВИР 114 с *H. giganteus* или *H. occidentalis*. Дополнительные зародышевые мешки включали те же элементы, что и основной: яйцеклетку, синергиды, центральную клетку с полярными ядрами или вторичным ядром и антиподы. Выявлена асинхронность в развитии основного и дополнительных зародышевых мешков. Формирование апоспорических зародышевых мешков, вероятно, индуцируется нарушениями в процессах опыления и оплодотворения. Развитие зародышей на базе апоспорических зародышевых мешков не обнаружено, но такая возможность не исключается.

Ключевые слова: *Helianthus annuus*, апоспория, межвидовая гибридизация, цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС).

Дикорастущие виды *Helianthus* являются источниками генов восстановления фертильности пыльцы у линий с цитоплазматической мужской стерильностью (ЦМС) и устойчивости к болезням (Пустовойт В. С., 1975; Пустовойт Г. В., 1975), что и используется в селекции подсолнечника для получения гетерозисных гибридов

(Анащенко, Попова, 1985). При проведении скрещиваний культурного и многолетних дикорастущих видов подсолнечника были получены межвидовые гибриды, генотипическая природа которых неизвестна (Gavrilova et al., 1994, 1997). Одним из механизмов, приводящих к получению гибридов, могут быть нарушения в развитии семязачатка, в частности наличие тех или иных проявлений апомиксиса. Известно, что апомиксис может являться причиной генетической гетерогенности семян и даже разной плоидности потомства одного растения (Батыгина, 1994).

Для культурного подсолнечника проявление апомиксиса отмечалось крайне редко, хотя многие авторы исследовали эмбриологию *H. annuus* на световом и электронно-микроскопическом уровнях (Устинова, 1955, 1964; Дзюбенко, 1959; Newcomb, 1972a, b; Тодерич, 1988; Yan et al., 1991 и др.). В работе Л. К. Дзюбенко (1959) для декоративной махровой формы указывается на наличие апоспорических зародышевых мешков на стадии зрелого зародышевого мешка и после опыления. Формирование в двух случаях апоспорических зародышевых мешков наравне со зрелым основным зародышевым мешком описано в работе Е. И. Устиновой (1955) у подсолнечника сорта Ждановский. Она же обнаружила семязачаток с 2 яйцеклетками, наблюдала формирование 18-клеточного зародыша в одном из апоспорических зародышевых мешков и случаи полиэмбрионии у сорта Саратовский (Устинова, 1964, 1966, 1970). О единичных случаях формирования в одном семязачатке двух зародышевых мешков у диких видов упоминается в работе К. Н. Тодерич (1988), но автор связывает их развитие с заложением нескольких археспориальных клеток.

При апомиксисе формирование зародышевых мешков может происходить двумя путями: 1) апоспории, когда нередуцированный мегагаметофит (зародышевый мешок) возникает в результате митотических делений соматических клеток семязачатка; 2) диплоспории, когда зародышевый мешок возникает в результате митотических делений из археспориальных клеток или мегаспороцита. Независимо от способа возникновения зародышевого мешка образование зародышей в дальнейшем идет через диплоидный партеногенез или апогамию (апогаметию).

Для выяснения возможных путей возникновения и поддержания отдаленных гибридов подсолнечника и предпринято исследование по проверке гипотезы о включении механизма апомиктичного способа воспроизведения.

Материал и методика

Линии культурного подсолнечника *Helianthus annuus* используемые для исследования, были представлены в 2 вариантах: линии с цитоплазматической мужской стерильностью (ЦМС) — ВИР 114 А и ВИР 116 А и их фертильные аналоги — ВИР 114 Б и ВИР 116 Б.

Поставлено 4 варианта опыта: 1) контроль: стерильные формы (А) опыляли свежей пыльцой фертильных аналогов (Б); 2) корзинки стерильных растений ВИР 114 А и ВИР 116 А изолировали и оставляли не опыленными; 3) корзинку стерильной формы ВИР 116 А опыляли пыльцой фертильной формы ВИР 116 Б, но пыльца была собрана за 3 сут до опыления и хранилась в холодильнике при температуре 0—4 °С; 4) растения линии ВИР 114 А и ВИР 116 А были опылены пыльцой различных многолетних дикорастущих видов *Helianthus* из коллекции ВИР (см. таблицу).

Материал для цитоэмбриологических исследований фиксировали темпорально, начиная от 1 ч до 9 сут после опыления.

Встречаемость дополнительных (апоспорических) зародышевых мешков в разных комбинациях опылений культурного (*Helianthus annus* линии ВИР 114 и ВИР 116) и диких видов подсолнечника

Комбинация опыления	Исследовано семязачатков, шт.	Из них с дополнительными структурами	
		шт.	%
ВИР 116 А × *H. nuttalli*	55	8	14.5
ВИР 116 А × *H. occidentalis*	43	6	14.0
ВИР 114 А × *H. occidentalis*	85	10	11.8
ВИР 114 А × *H. gigantheus*	69	7	10.0
ВИР 116 А × ВИР 116 Б*	32	2	6.7
ВИР 116 А × *H. divaricatus*	35	2	5.7
ВИР 114 А × *H. hirsutus*	89	4	4.5
ВИР 116 А × *H. gigantheus*	45	1	2.2
ВИР 114 А × ВИР 114 Б	112	2	1.7
ВИР 116 А × ВИР 116 Б	49	0	0
ВИР 116 А × *H. maximiliani*	48	0	0
ВИР 116 А × *H. ciliaris*	46	0	0
ВИР 116 А × *H. decapetalis*	45	0	0
ВИР 116 А × *H. mollis*	44	0	0
ВИР 116 А × *H. strumosus*	40	0	0

Примечание. * После выдерживания пыльцы в течение 3 сут при t 0—4 °С.

Кроме того, был собран материал по разным стадиям развития семязачатка у растений сорта Передовик (стандарт) на свободном опылении, что рассматривалось нами в качестве дополнительного контроля.

Отдельные трубчатые цветки извлекали пинцетом из корзинки и помещали в раствор фиксатора FAA (формалин, 70° этанол, уксусная кислота в соотношении 7 : 100 : 7). Для ускоренного анализа материала использовали метод тотальных просветленных препаратов семязачатков (Crane, 2001). В качестве просветляющей жидкости использовали метил-бензоат. Постоянные препараты для световой микроскопии изготавливали по классической методике. Толщина микротомных срезов составила от 5 до 15 мкм. Препараты окрашивали гематоксилином по Эрлиху, Гейденгайну с подкрашиванием алциановым синим (Жинкина, Воронова, 2000).

Растения выращивалась в Краснодарском крае на полях Кубанской опытной станции Всероссийского НИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова.

Результаты исследования

Исследование показало, что развитие семязачатка и формирование зародышевого мешка у линий ВИР 114, ВИР 116 и сорта Передовик идут сходным образом.

Примордий семязачатка формируется за счет периклинальных делений в субэпидермальном слое плаценты. За 7—9 сут до цветения в субэпидермальном слое примордия семязачатка обнаруживаются 1—2 археспориальных клетки, из которых как правило, одна развивается в мегаспороцит (рис. 1, *1*, *4*, *5*; табл. I, *1—4*). В это же время закладывается интегумент (рис. 1, *2*, *5*; табл. I, *2—4*).

Семязачаток у подсолнечника анатропный, унитегмальный, тенуинуцеллятный с интегументальным тапетумом (рис. 1, *3*; табл. I, *3*). Нуцеллус рано дегенерирует

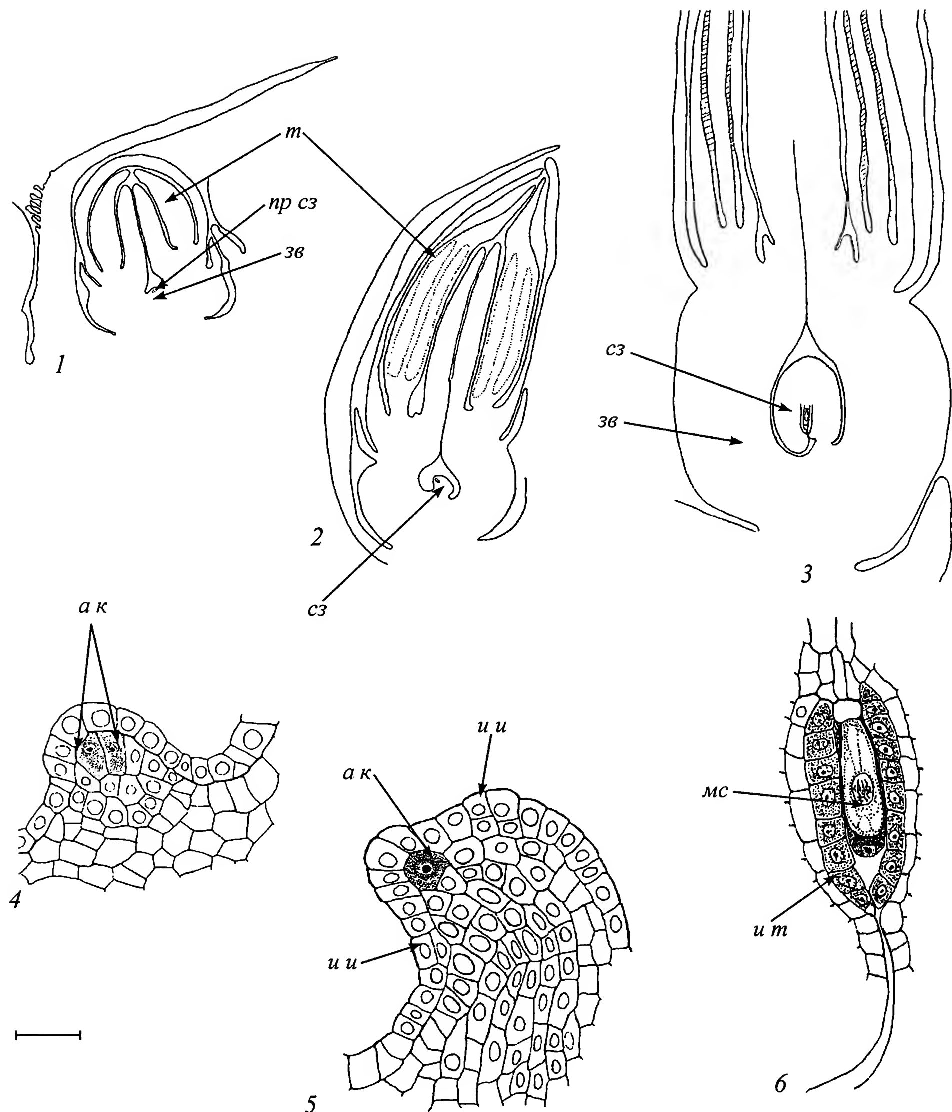


Рис. 1. Начальные стадии развития семязачатка у *Helianthus annuus* (линия ВИР 114).

1—3 — общий вид завязи с формирующимся семязачатком (схемы) на стадиях: *1* — заложения примордия семязачатка; *2* — формирования археспориальной клетки в семязачатке; *3* — тетрады мегаспор; *4* — примордий семязачатка с археспориальными клетками; *5* — заложения интегумента; *6* — тетрады мегаспор, видна функционирующая халазальная мегаспора, остальные находятся в состоянии деструкции, дифференциация интегументального тапетума. *а к* — археспориальная клетка, *зв* — завязь, *и и* — инициаль интегумента, *и т* — интегументальный тапетум, *мс* — мегаспора, *пр сз* — примордий семязачатка, *сз* — семязачаток, *т* — тычинка. Масштабные линейки, мкм: *1—3* — 270, *4—6* — 30.

и остается в виде тонкой пленки между зародышевым мешком и интегументом. Клетки внутренней эпидермы интегумента дифференцируются в интегументальный тапетум (рис. 1, *6*; 2, *2*, *3*; табл. I, *4*), который обычно 1-слойный, но может становиться 2—3-слойным на поздних стадиях развития семязачатка. Клетки интегументального тапетума мелкие, уплощенные, таблитчатой формы, темноокрашенные, одно- или двуядерные (рис. 2, *2*; табл. I, *5*).

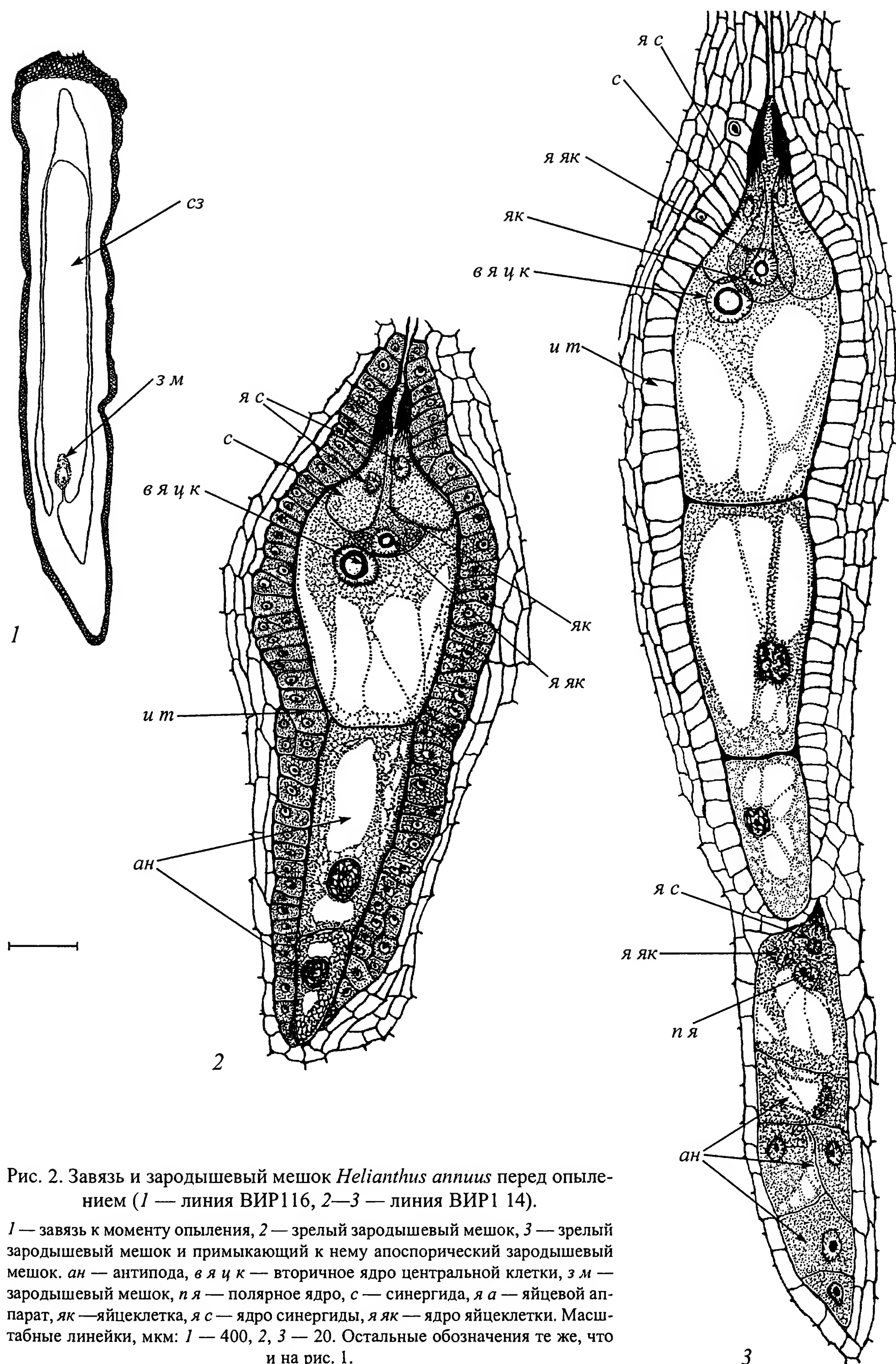


Рис. 2. Завязь и зародышевый мешок *Helianthus annuus* перед опылением (*1* — линия ВИР116, *2—3* — линия ВИР1 14).

1 — завязь к моменту опыления, *2* — зрелый зародышевый мешок, *3* — зрелый зародышевый мешок и примыкающий к нему апоспорический зародышевый мешок. *ан* — антипода, *в я ц к* — вторичное ядро центральной клетки, *з м* — зародышевый мешок, *п я* — полярное ядро, *с* — синергида, *я а* — яйцевой аппарат, *як* —яйцеклетка, *я с* — ядро синергиды, *я як* — ядро яйцеклетки. Масштабные линейки, мкм: *1* — 400, *2*, *3* — 20. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Зародышевый мешок к моменту опыления полностью сформирован (рис. 2, *2*; табл. I, *5*). Полярные ядра центральной клетки сливаются до оплодотворения. Зрелый зародышевый мешок подсолнечника состоит из трехклеточного яйцевого аппарата, центральной клетки с большим вторичным ядром и антипод. Яйцевой аппарат включает в себя три клетки грушевидной формы — две синергиды и яйцеклетку. В яйцеклетке ядро располагается в апикальной части, оно довольно крупное, с хорошо различимым ядрышком. В синергидах ядра располагаются в центре, морфологически они плохо различимы. В базальной части синергид имеется нитчатый аппарат с выростами крючковидной формы. Основная масса цитоплазмы центральной клетки расположена вблизи яйцевого аппарата и тонкими тяжами между крупными вакуолями. Ядро центральной клетки довольно крупное, оно находится вблизи апикального конца яйцеклетки. Антиподы располагаются линейно. Антиподальные клетки сильно вакуолизированы, содержат крупные, по-видимому полиплоидные ядра. В зрелом зародышевом мешке обычно присутствует только две антиподы. Антипода, примыкающая к центральной клетке, обычно крупнее нижележащей антиподы и может в 2—3 раза превышать ее по размерам. Иногда наблюдаются остатки третьей антиподы в халазальном конце зародышевого мешка. Антиподальный комплекс в целом составляет до половины общего линейного размера зародышевого мешка (рис. 2, *2*, *3*; табл. I, *5*).

В семязачатках растений, опыленных пыльцой, которая ранее была подвергнута воздействию низких положительных температур (вариант 3), и пыльцой многолетних диких видов (вариант 4), были выявлены дополнительные зародышевые мешки (рис. 2, *3*; табл. II, *1*, *2*). Они были обнаружены в разное время после опыления (от 2 ч до 9 сут) и в разных комбинациях опылений (см. таблицу).

Дополнительные зародышевые мешки, как правило, имели неправильную форму, скорее округло-овальную, более короткие, чем основной, не имели вокруг себя интегументального тапетума и располагались за основным зародышевым мешком или несколько сбоку, но, как правило, не примыкали к нему. В том случае, если в семязачатке формировался не один, а несколько дополнительных зародышевых мешков, то они могли располагаться неупорядоченно, даже перпендикулярно по отношению к продольной оси основного.

Дополнительные зародышевые мешки включали те же элементы, что и основной: яйцеклетку, синергиды, центральную клетку с полярными ядрами или вторичном ядром и антиподы. Отмечалась асинхронность в развитии основного и дополнительных зародышевых мешков, последние, как правило, запаздывали.

Все элементы дополнительного зародышевого мешка были сходны с таковыми у основного, но отличались размерами и степенью дифференциации. Антипод могло быть более трех, чаще это были темноокрашенные округлые клетки небольшого размера (табл. II, *1*, *2*).

По-видимому, отсутствие вокруг дополнительного зародышевого мешка интегументального тапетума, играющего роль своеобразной «жесткой конструкции», и привело к таким различиям в форме как самого зародышевого мешка, так и некоторых его элементов.

Проникновение пыльцевых трубок в семязачатки не наблюдалось. Основной зародышевый мешок во всех случаях имел нормальное строение, характерное для подсолнечника.

В контроле (вариант 1 и сорт Передовик) были обнаружены формирующиеся зародыши и в дальнейшем завязывались полноценные семена. На растениях без

опыления (вариант 2) и при опылении дикими видами и пыльцой после холода (варианты 3 и 4) прослеживалась постепенная дегенерация обоих типов зародышевых мешков и формировались щуплые семена без зародыша.

Обсуждение

Исследование семязачатков линий ВИР 114 А и ВИР 116 А после опыления их пыльцой фертильного аналога ВИР 114 Б и ВИР 116 Б и сравнение с нашими данными по сорту Передовик показало нормальное формирование женских репродуктивных структур и развитие зародышевого мешка по Polygonum-типу, что согласуется со сведениями по эмбриологии подсолнечника, представленными в литературе (Устинова, 1955, 1964; Дзюбенко, 1959; Newcomb, 1972a, b; Тодерич, 1988; Yan et al., 1991, и др.).

Полученные цитоэмбриологические данные указывают на то, что дополнительные зародышевые мешки, обнаруженные у линии ВИР 116 и ВИР 114, формируются апоспорически. Это подтверждается временем их формирования и расположением в семязачатке. Как правило, между основным и дополнительным зародышевыми мешками наблюдался еще один или даже несколько слоев клеток. На более ранних стадиях развития, еще до опыления, в некоторых семязачатках рядом с халазальным концом основного зародышевого мешка, кнаружи от интегументального тапетума, были обнаружены крупные двуядерные клетки, которые по строению соответствовали двуядерному зародышевому мешку, а их расположение и время формирования подтверждало их апоспорическое происхождение.

В семязачатках со зрелым основным зародышевым мешком могли наблюдаться дополнительные зародышевые мешки с еще недифференцированным яйцевым аппаратом и неслившимися полярными ядрами. Подобное наблюдалось Устиновой (1955), которая обнаружила апоспорический зародышевый мешок с неслившимися полярными ядрами, при этом он не был окружен интегументальным тапетумом.

Формирование в зародышевом мешке более трех антипод не отмечалось для *H. annuus*, но наблюдалось у некоторых диких видов, например у *H. rigidus* (Тодерич, 1988).

Наибольшее количество апоспорических зародышевых мешков наблюдалось при опылении линии культурного подсолнечника ВИР 116 пыльцой *H. occidentalis* (Voronova, 2005) или *H. nutalli* — около 14 %, чуть меньше — около 10—12 % в комбинации ВИР 114 с *H. giganteus* или *H. occidentalis*. Здесь стоит обратить внимание и на то, что при опылении ВИР 114 А пыльцой ВИР 114 Б отмечалось некоторое количество семязачатков с апоспорическими зародышевыми мешками (1.7 %), а для линии ВИР 116 подобные структуры наблюдались (6.7 %), но только при опылении не свежей пыльцой, а хранившейся 3 сут в холодильнике. Для линии ВИР 114 характерно наличие дополнительных зародышевых мешков во всех комбинациях опылений, а у ВИР 116 есть комбинации, где апоспорические зародышевые мешки не обнаруживались (см. таблицу).

Опираясь на литературные данные (Петров, 1958, 1988; Молчан, 1973, и др.), можно предположить, что опыление пыльцой близкородственного вида, так же как и подвергнутой воздействию низких положительных температур, могло послужить стимулом к развитию апоспорических зародышевых мешков. Прорастание чужеродной пыльцы на рыльце блокируется, но ее присутствие, вероятно, оказывается фактором, стимулирующим развитие дополнительных структур в семязачатке.

В то же время имеются данные о том, что апомиксис — явление, свойственное гибридам, и разные его формы проявляются вследствие гибридизации, что отмечается в разных систематических группах (Петров, 1988; Carman, 1995), в том числе и в сем. *Asteraceae*, где отмечаются разные формы апомиксиса и целый ряд апомиктичных видов (Солнцева, 1987). Это может быть актуальным и для культурного подсолнечника, особенно для линий с ЦМС, поскольку эти линии были в свое время получены с использованием межвидовой гибридизации. В генеалогии обеих линий прослеживаются дикорастущий источник ЦМС, полученный на основе межвидового гибрида однолетнего дикорастущего и культурного подсолнечника (Leclerq, 1969), и сорт отечественной селекции. Таким образом, встает вопрос о том, что ЦМС линии подсолнечника и культурные сорта могут отличаться по споро-, гаметофито- и гаметогенезу, особенно по развитию женских репродуктивных структур, которое для линий практически не изучено. Как правило, при исследовании линий с ЦМС основное внимание уделялось микроспорогенезу и развитию структур пыльника, а большинство работ по эмбриологии подсолнечника проводились на перекрестноопыляемых сортах, а не линиях.

Все дикорастущие виды *Helianthus* и сортовые популяции культурного подсолнечника опыляются перекрестно (Heiser et al., 1969). У отдельных представителей однолетних видов отмечена способность к автофертильности (Анащенко, 1972; Попова, Анащенко, 1991), тогда как многолетние виды практически не завязывают семена при самоопылении (Гаврилова, 1993; Gavrilova et al., 1994). При переходе от сортовой селекции к созданию гетерозисных гибридов на основе межлинейных скрещиваний дважды изменяется способ опыления культуры: на первом этапе идет поиск автофертильных форм, затем получают линии и поддерживают их путем самоопыления. Для получения гетерозисного гибрида стерильные линии ЦМС перекрестно опыляются с линиями — восстановителями фертильности пыльцы. При этом обе родительские линии имеют аллели автофертильности в генотипе. В процессе селекции перемена способа опыления бывает неоднократной, поскольку промышленные гибриды также служат исходным селекционным материалом. Возможно, при таких переключениях в определенных генотипах проявляется запасной вариант воспроизведения — апоспория — явление, не характерное для культурного подсолнечника.

Заключение

Выявленные дополнительные зародышевые мешки являются апоспорическими. Для подсолнечника подобное явление ранее отмечалось, но в исключительных случаях. Возможно, формирование апоспорических зародышевых мешков индуцируется нарушениями в процессе опыления и оплодотворения. В нашем исследовании формирование зародышей на базе апоспорических зародышевых мешков не обнаружено, но такая возможность не исключается.

Благодарности

Авторы благодарят сотрудников Кубанской опытной станции ВИР, особенно В. Т. Рожкову и Т. Т. Толстую, за помощь в выращивании и сборе материала для исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 05-04-08114_оф_а, 05-04-48136).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анащенко А. В. Крупноплодные формы подсолнечника // Селекция и семеноводство. 1972. № 3. С. 39—40.

Анащенко А. В., Попова А. И. Коллекция дикорастущего подсолнечника и пути ее использования в селекции // Сельскохоз. биол. 1985. № 10. С. 9—11.

Батыгина Т. Б. Апомиксис, агамоспермия и вивипария и их роль в системе репродукции растений // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований. Саратов, 1994. С. 16—18.

Гаврилова В. А. Изменчивость системы размножения некоторых видов *Helianthus* // Матер. конф. «Вид и его продуктивность в ареале». СПб., 1993. С. 301—302.

Дзюбенко Л. К. Цитоембріологічне досліджения жіночої генеративної зони в насінному зачатку соняшника (*Helianthus* L.) // Укр. бот. журн. 1959. Т. 16. № 3. С. 8—19.

Жинкина Н. А., Воронова О. Н. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 6. С. 168—171.

Молчан И. М. О генетическом и физиологическом значении пыльцы у половых и апомиктичных форм растений // Проблемы апомиксиса у растений и животных. Новосибирск, 1973. С. 220—228.

Петров Д. Ф. Апомиксис и отдаленная гибридизация // Тез. докл. «Совещ. по отдаленной гибридизации растений и животных». 1958. Вып. 2. С. 1—2.

Петров Д. Ф. Апомиксис в природе и опыте. Новосибирск, 1988. 211 с.

Попова А. И., Анащенко А. В. Автогамность дикорастущего подсолнечника // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1991. Т. 144. С. 86—91.

Пустовойт В. С. Основные направления селекционной работы // Подсолнечник. М., 1975. С. 153—163.

Пустовойт Г. В. Селекция подсолнечника на групповой иммунитет методом межвидовой гибридизации // Подсолнечник. М., 1975. С. 164—209.

Солнцева М. П. Семейство *Asteraceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae—Asteraceae*. Л., 1987. С. 318—331.

Тодерич К. Н. Эмбриология подсолнечника (*Helianthus annuus*, *H. rigidus* и другие): Дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 256 с.

Устинова Е. Н. Явление апоспории у подсолнечника // ДАН СССР. 1955. Т. 100. № 6. С. 1163—1166.

Устинова Е. Н. Изменчивость женского гаметофита у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 4. С. 111—117.

Устинова Е. Н. Изучение межвидовых гибридов подсолнечника с топинамбуром (*Helianthus annuus* L. × *Helianthus tuberosus* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71. Вып. 2. С. 100—106.

Устинова Е. Н. Апомиксис у подсолнечника // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 110—116.

Carman J. G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // Apomixis Newsletter. 1995. N 8. P. 39—53.

Crane C. F. Classification of apomictic mechanisms. Appendix: methods to clear angiosperm ovules // The flowering of apomixes: from mechanisms to genetic engineering / Eds V. Savidan, J. G. Carman, T. Dresselhaus. Mexico, 2001. P. 35—43.

Gavrilova V. A., Rozhkova V. T., Tolstaya T. T., Savchenko N. A. A study of wild species of *Helianthus* L. // Report of a working group FAO on sunflower. France, 1994. P. 66—72.

Gavrilova V. A., Tolstaya T. T., Rozhkova V. T. Analysis of interspecific hybrids resulting from crosses between perennial wild *Helianthus* species and the cultivated sunflower // FAO Progress Report 1995—1996. Germany, 1997. P. 75—80.

Heiser C. B., Smith D. M., Clevenger S. B., Martin W. C. The North American sunflowers (*Helianthus*) // Mem. Torrey Bot. Club. 1969. Vol. 22. N 3. 218 p.

Leclerq P. Une sterilité cytoplasmique chez le Tournesol // Ann. Amelior. Plant. 1969. T. 19. P. 99—106.

Newcomb W. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization // Can. J. Bot. 1972a. Vol. 51. P. 863—878.

Newcomb W. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization // Can. J. Bot. 1972b. Vol. 51. P. 879—890.

Voronova O. N. Is there apospory in sunflower? / Abstr. XVII Int. Bot. Congr. Vienna, Austria, 2005. P. 484.

Yan H., Yang H.-Y., Jensen W. A. Ultrastructure of the developing embryo sac of sunflower (*Helianthus annuus*) before and after fertilization // Can. J. Bot. 1991. Vol. 69. N 1. P. 191—202.

SUMMARY

Aposporic embryo sacs have been revealed in *Helianthus annuus* ovules pollinated by wild perennial species. They have been found at various times after pollination and in different combinations of pollination. The ovule development of two CMS lines of the sunflower, VIR 114 and VIR 116, was investigated. The heads were isolated and then pollinated by pollen of wild perennial species; separated tubular flowers were fixed temporarily. The greatest of the aposporic embryo sacs, namely about 14 %, was observed after pollinating VIR 116 by pollen of *H. nutalli* or *H. occidentalis*; slightly fewer (10—12 %) after pollinating VIR 114 by *H. giganteus* or *H. occidentalis*. The development of aposporic additional embryo sacs is probably stimulated by disturbance in the course of pollination and fertilization.

УДК 581.14 (582.594.2) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 10

© Е. В. Андронова, Ж. В. Ивасенко

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА РАЗНЫХ РАСТЕНИЙ *DACTYLORHIZA MACULATA* S. L. (*ORCHIDACEAE*) ПОСЛЕ ПОСАДКИ ИЗ КУЛЬТУРЫ *IN VITRO* В ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ

E. V. ANDRONOVA, Zh. V. IVASENKO. VIABILITY OF DIFFERENT PLANT OFFSPRINGS OF *DACTYLORHIZA MACULATA* s. l. (*ORCHIDACEAE*) AFTER TRANSFER FROM *IN VITRO* CULTURE TO NATURE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234 45 12
E-mail: Elena.Andronova@mail.ru
Поступила 15.09.2006

Обсуждаются результаты изучения жизнеспособности семенного потомства растений *Dactylorhiza maculata* s. l. после их пересадки из культуры *in vitro* в природные условия. Высказано предположение, что существует корреляция между темпами развития растений в культуре *in vitro* и степенью их жизнеспособности в природных условиях. Быстрорастущие в культуре *in vitro* растения обладают большей способностью адаптироваться к новым условиям выращивания и оказываются более жизнеспособными в природных условиях.

Ключевые слова: орхидные, *Dactylorhiza*, проращивание семян и культивирование растений *in vitro*, темпы развития растений *in vitro*, жизнеспособность растений после высадки в природу.

Настоящее исследование продолжает серию статей, в которых обсуждаются результаты эксперимента (на примере *Dactylorhiza maculata* s. l.) по использованию выращенных в культуре *in vitro* растений для дальнейшей их пересадки в нестерильный субстрат и в конечном итоге — для высадки в места естественного произрастания. Ранее анализировалась гетерогенность растений, имеющих различное происхождение, по темпам их развития в культуре *in vitro* (Андронова и др., 2007). В настоящей статье рассматриваются вопросы жизнеспособности семенного потомства, полученного в культуре *in vitro*, после высадки в нестерильный субстрат и природные условия.

Материал и методика

Методика получения и культивирования *in vitro*, а также название используемых вариантов семян (образцы ***b***, ***c***, ***d***, ***f***, варианты из плодов нижнего (***нж***), среднего (***ср***) и верхнего (***вх***) яруса соцветия), морфометрические показатели растений

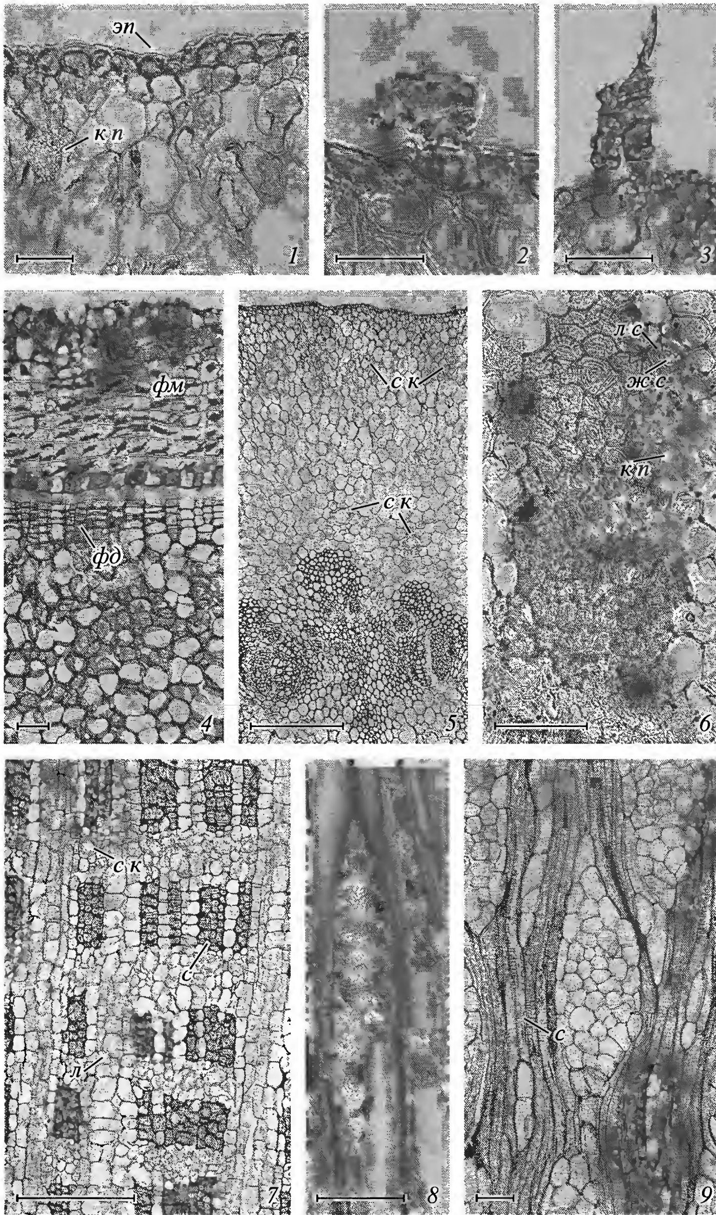


Таблица I. Анатомическое строение коры *Apiopetalum*.

1 — *Apiopetalum glabratum*: поперечный срез (ПС) первичной коры. Однослойная эпидерма (*эп*), клетка колленхимы с кристаллическим песком (*к п*); *2* — *A. glabratum*: ПС первичной коры. Желёзка на ножке на поверхности эпидермы; *3* — *A. glabratum*: ПС первичной коры. Многоклеточные трихомы на поверхности эпидермы: *4* — *A. glabrtum*: ПС перидермы. Феллодерма (*фд*) и феллема (*фм*); *5* — *A. glabratum*: ПС первичной коры с вертикальными секреторными каналами (*с к*); *6* — *A. glabratum*: ПС пучка волокон первичной флоэмы с желатинозными (*ж с*) и лигнифицированными (*л с*) слоями. В его состав входят также паренхимные клетки с кристаллическим песком (*к п*); *7* — *A. glabratum*: ПС нефункционирующей вторичной флоэмы. Тангентальные полосы из склерифицированных проводящих элементов и сопровождающей их аксиальной паренхимы (*с*) чередуются с полосами из секреторных каналов с паренхимными обкладками (*с к*) и пересекаются лубяными лучами (*л*); *8* — *A. velutinum*: тангентальный срез (ТГ) вторичной флоэмы. Сложная ситовидная пластинка; *9* — *A. glabratum*: ТГ вторичной флоэмы. Лубяные лучи с неполными обкладками: склереиды (*с*), образованные из клеток осевой паренхимы. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *8* — 50, *3*—*6*, *9* — 100; *7* — 500.

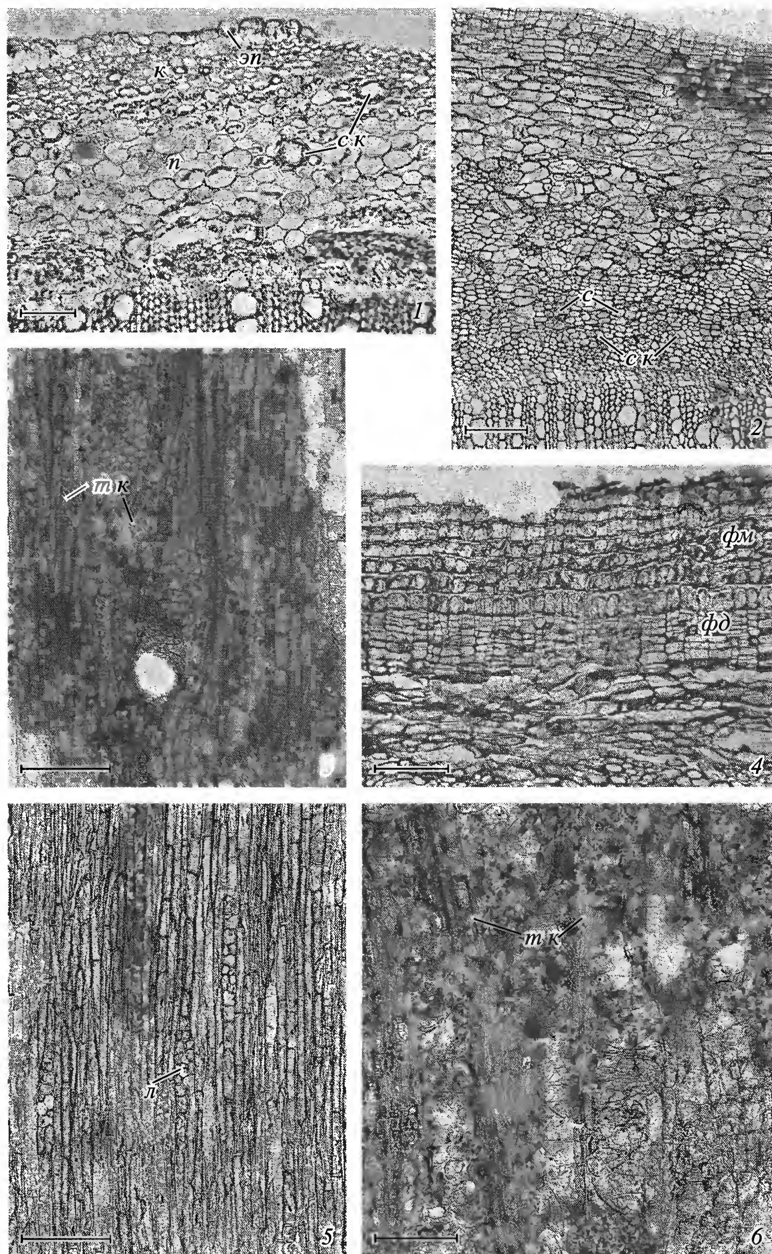


Таблица II. Анатомическое строение коры *Mackinlaya*.

1 — Mackinlaya confusa [Plunkett 1512]: поперечный срез (ПС) первичной коры с эпидермой (*эп*). Отчетливо различимы колленхима (*к*) и паренхима (*п*); *2 — M. confusa* [Plunkett 1512]: ПС вторичной флоэмы с перидермой и остатками кортекса. Тангентальные полосы из частично склерифицированных проводящих элементов (*с*) чередуются с тангентальными рядами из секреторных каналов окруженных паренхимными обкладками (*с к*); *3 — M. macrosciadea*: тангентальный срез (ТГ) нефункционирующей вторичной флоэмы. Секреторный канал в лубяном луче; тяжи осевой паренхимы, состоящие из камерных кристаллоносных клеток (*т к*); *4 — M. confusa* [Plunkett 1512]: ПС перидермы. Феллодерма (*фд*) и феллема (*фм*); *5 — M. confusa* [Plunkett 1512]: ТГ функционирующей вторичной флоэмы с недилатированными лубяными лучами (*л*); *6 — M. confusa* [Plunkett 1512]: ТГ нефункционирующей вторичной флоэмы с дилатированными лубяными лучами и тяжами осевой паренхимы, состоящими из камерных кристаллоносных клеток (*т к*). Масштабные линейки, мкм: *1, 2, 4* — 100; *3, 5, 6* — 200.

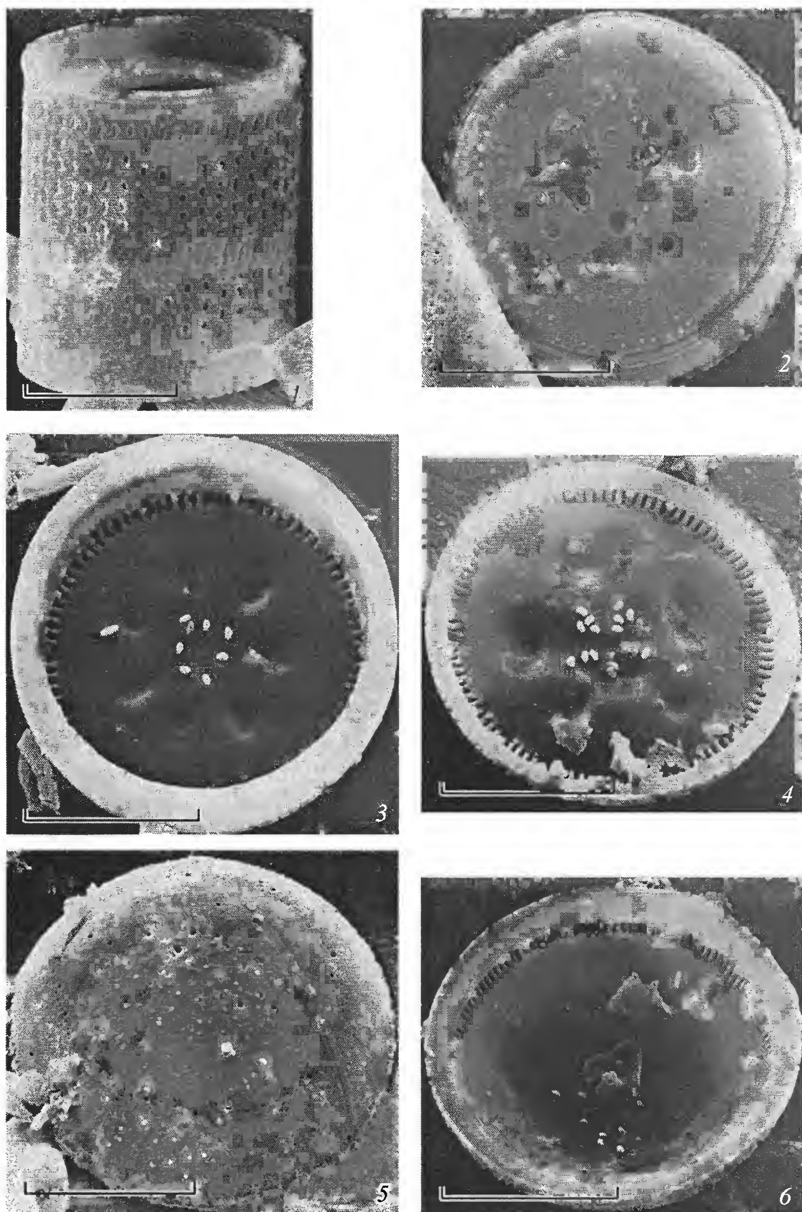


Таблица I. Электронные микрофотографии створок (СЭМ).

1 — *Aulacoseria lirata*; *2—6* — *Cyclotella triparita*. *1*, *2* — створки с наружной поверхности; *3*, *4* — створки с внутренней поверхности; *5* — инициальная створка с наружной поверхности; *6* — инициальная створка с внутренней поверхности. Масштабная линейка: *1—6* — 10 мкм.

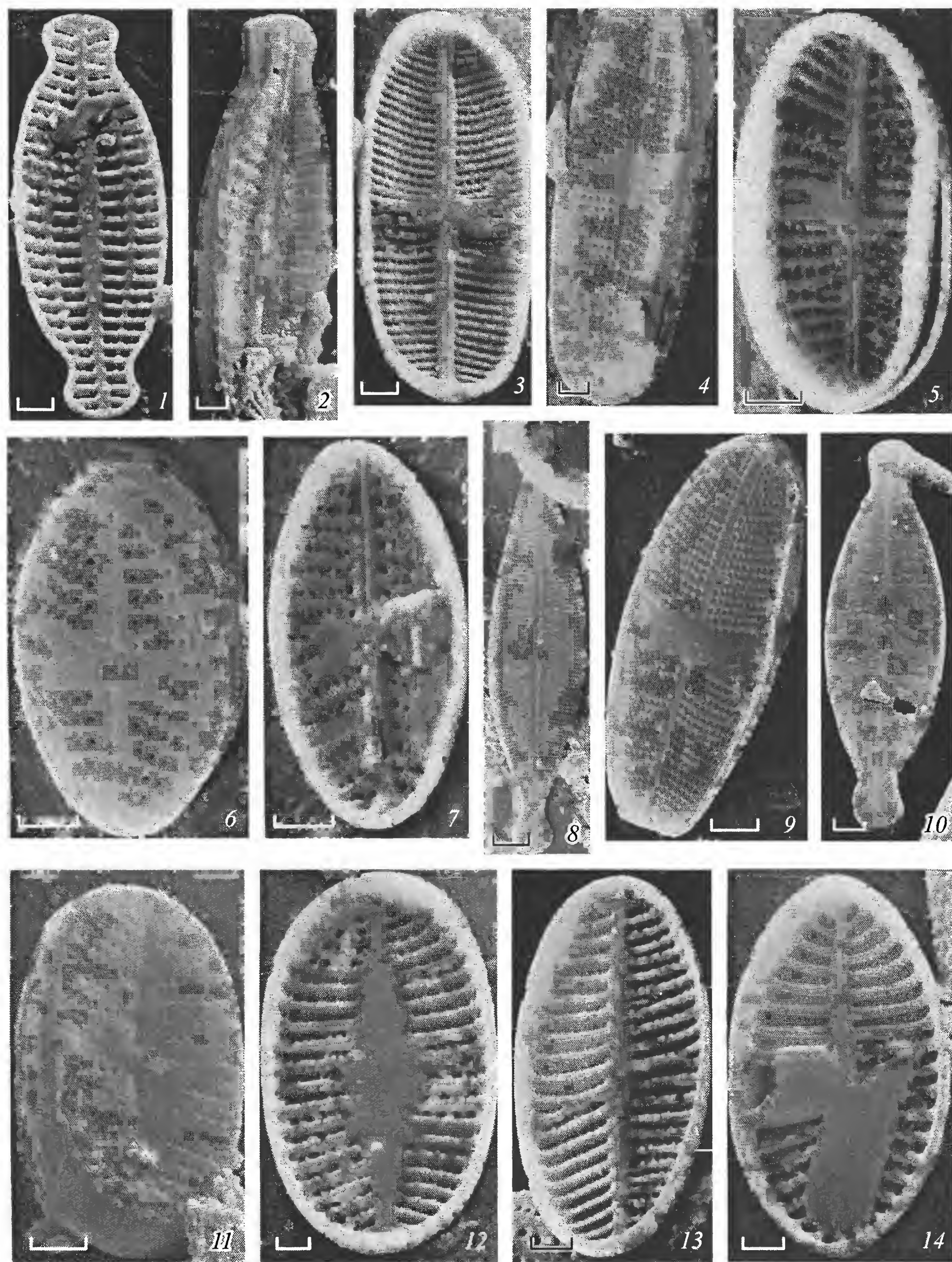


Таблица II. Электронные микрофотографии створок (СЭМ).

1, *2* — *Achnanthes amoena*; *3*, *4* — *A. daonensis*; *5* — *A. didyma*; *6*—*7* — *A. cf. divergens*; *8* — *A.* cf. *gracillima*; *9* — *A. helevetica*; *10* — *A.* cf. *impexiformis*; *11*—*13* — *A. lacus-vulcanii*; *14* — *A. oestrupii*. *1*, *3*, *5*, *7*, *8*, *12*—*14* — створки с внутренней поверхности; *2*, *4*, *6*, *8*—*11* — створки с наружной поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1*—*7*, *11*—*14* — 1, *8*—*10* — 2.

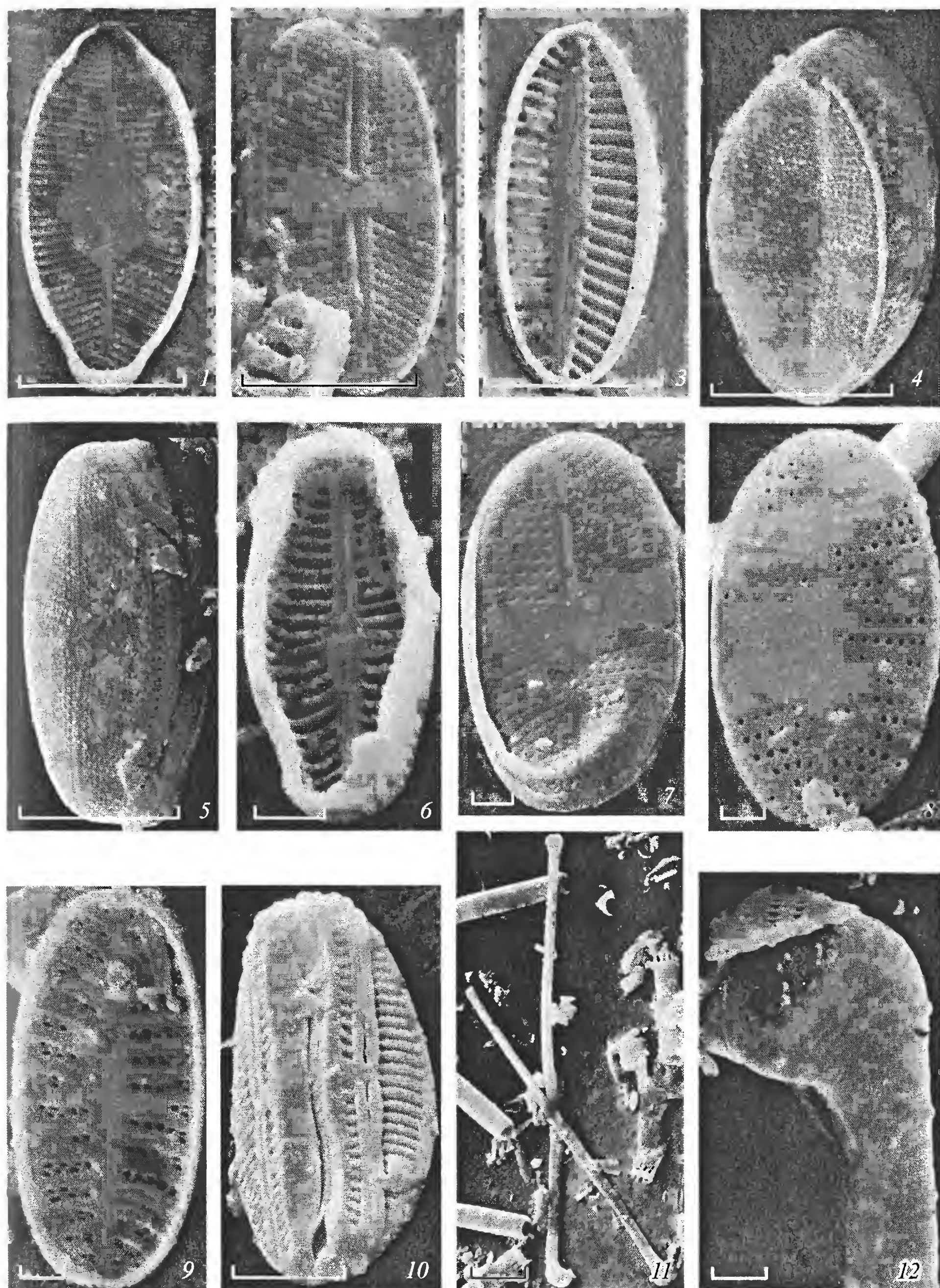


Таблица III. Электронные микрофотографии створок (СЭМ).

1 — *Achnanthes rechtensis*; *2* — *A. subatomoides*; *3* — *A. suchlandtii*; *4*, *5* — *Achnanthes* sp. 1; *6* — *Achnanthes* sp. 2; *7*, *8* — *Achnathes* sp. 3; *9* — *Achnanthes* sp. 4; *10* — *Amphora fogeduana*; *11*, *12* — *Asterionella formosa*. *1*, *3*, *6*, *9* — створки с внутренней поверхности; *2*, *4*, *5*, *7*, *8*, *10*, *11* — створки с наружной поверхности; *12* — конец створки с наружной поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1*, *5*, *10* — 5, *6*—*9*, *12* — 1, *11* — 10.

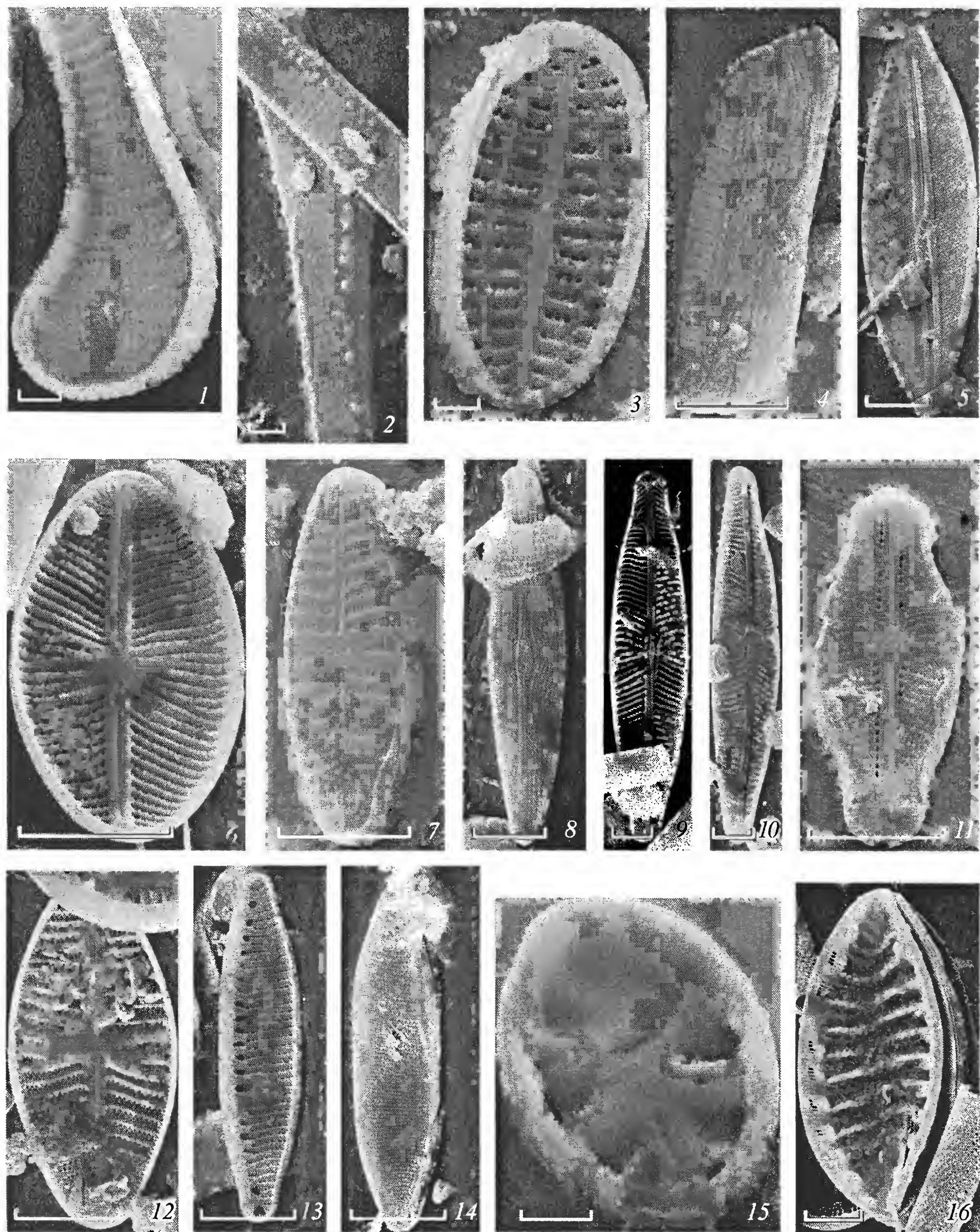


Таблица IV. Электронные микрофотографии створок (СЭМ).

1, 2 — *Asterionella formosa*; *3* — *Cocconeis* sp.; *4* — *Eunotia* cf. *siolii*; 5 — *Frustulia crassinerva*; *6* — *Navicula cocconeiformis*; *7* — *N. ignota* var. *palustris*; *8* — *N.* cf. *wildii*; *9, 10* — *Navicula* sp. 1; *11* — *Navicula* sp. 2; *12* — *Navicula* sp. 3; *13* — *Nitzschia alpina*; *14* — *Nitzchia* sp.; *15* — *Pinnularia balfouriana*; *16* — *Surirella* sp. *1* — внутренняя поверхность конца створки; *2* — наружная поверхность средней части створки; *3, 5, 6, 9, 10, 12, 13, 15, 16* — створки с внутренней поверхности; *4, 7, 8, 11, 14* — створки с наружной поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1—3, 15* — 1; *4—14, 16* — 5.

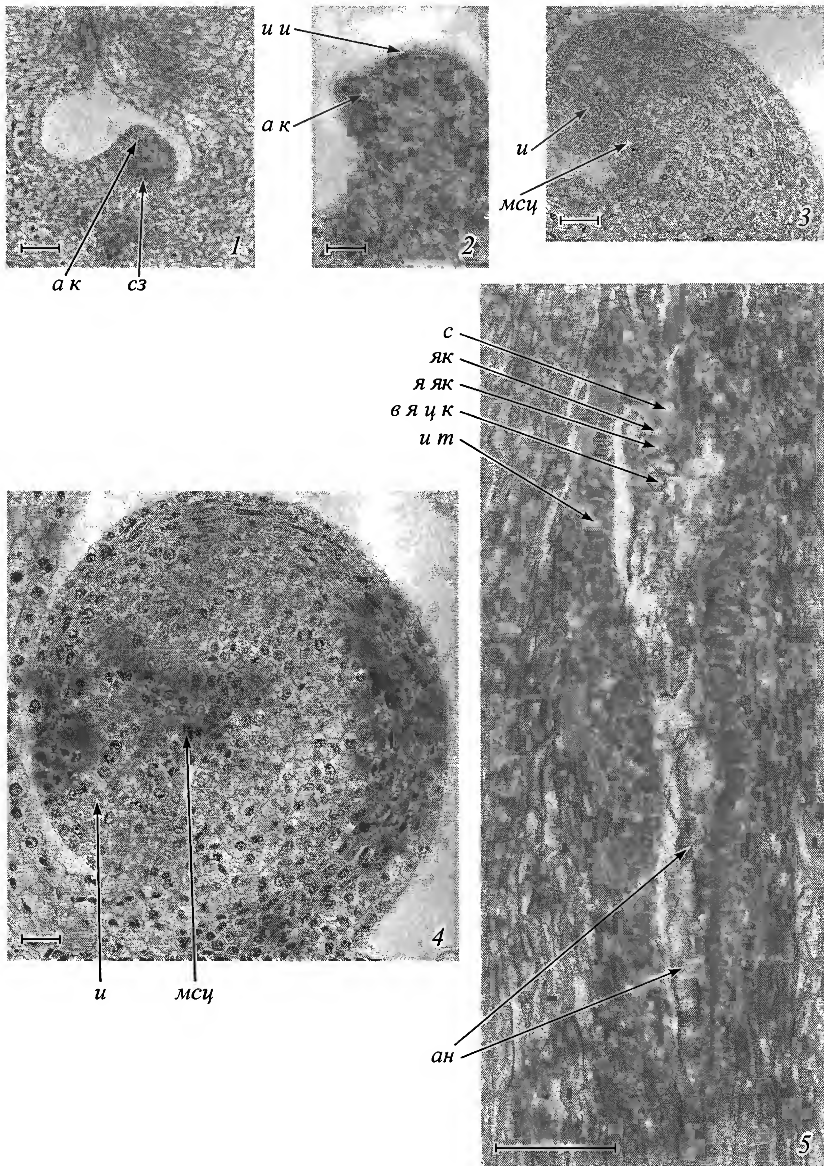


Таблица I. Отдельные стадии развития семязачатка и зрелый зародышевый мешок *Helianthus annuus* (*1* — линия ВИР116; *2* — линия ВИР114; *3—5* — сорт Передовик).

1 — завязь с семязачатком на стадии формирования археспориальной клетки; *2* — семязачаток с археспориальной клеткой, заложение интегумента; *3* — начало формирования мегаспороцита, рост интегумента; *4* — мейоз в мегаспороците, начало преобразование клеток внутренней эпидермы интегумента в тапетальные; *5* — зрелый зародышевый мешок. *а к* — археспориальная клетка, *ан* — антипода, *в я ц к* — вторичное ядро центральной клетки, *и* — интегумент, *и т* — интегументальный тапетум, *мсц* — мегаспорцит, *с* — синергида, *сз* — семязачаток, *як* — яйцеклетка, *я як* — ядро яйцеклетки. Масштабная линейка: *1—5* — 30 мкм.

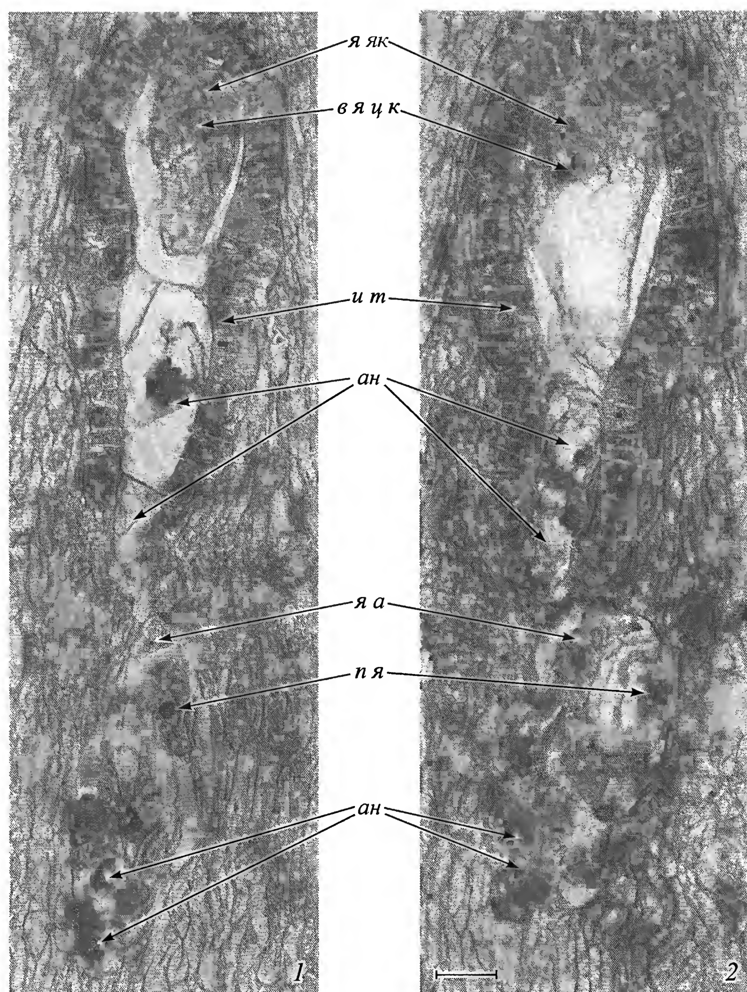


Таблица II. Семязачатки подсолнечника линии ВИР116 с зрелым основным зародышевым мешком и дополнительным апаспорическим зародышевым мешком (*1*, *2*).

п я — полярное ядро, *я а* — яйцевой аппарат. Остальные обозначения те же, что и в табл. I. Масштабная линейка: *1*, *2* — *24* мкм.

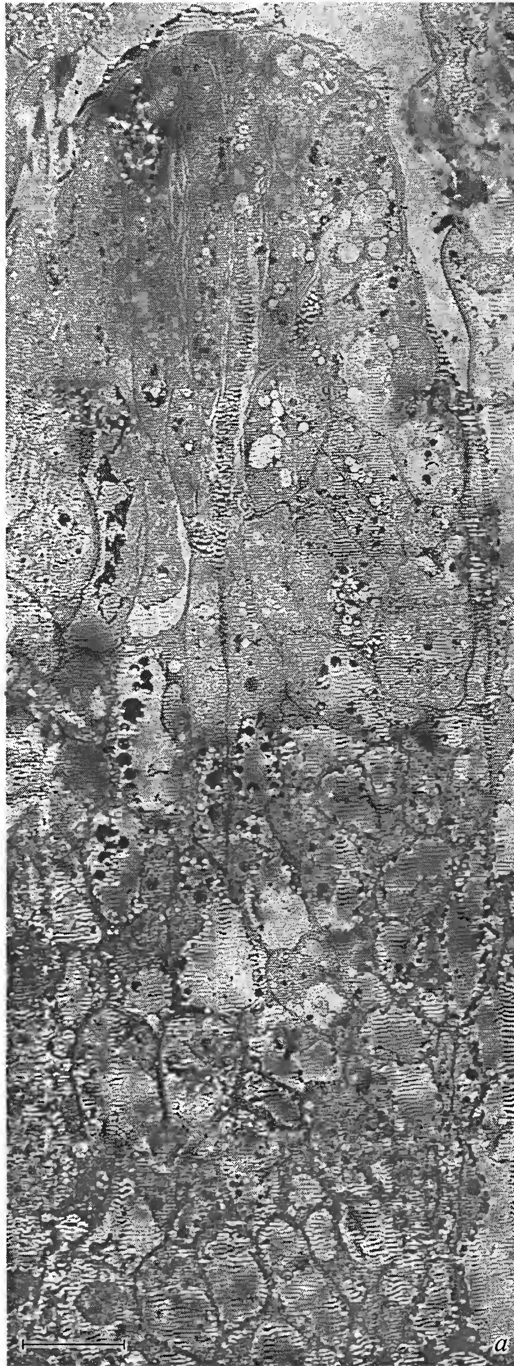


Таблица I. Нектарник перистома растущего кувшина.

а — общий вид, *б* — фрагмент палисадной клетки со слизью. *к о* — клеточная оболочка, *с* — слизь, *с п* — слизевой пузырек. Масштабные линейки, мкм: *а* — 15, *б* — 0.5.

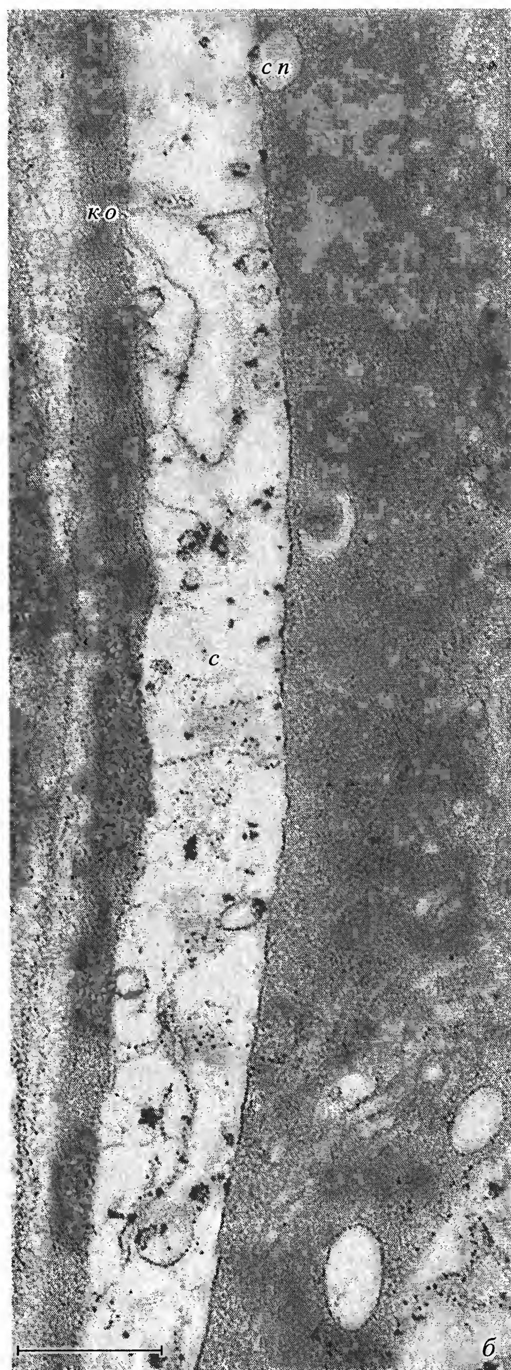


Таблица I (*продолжение*).

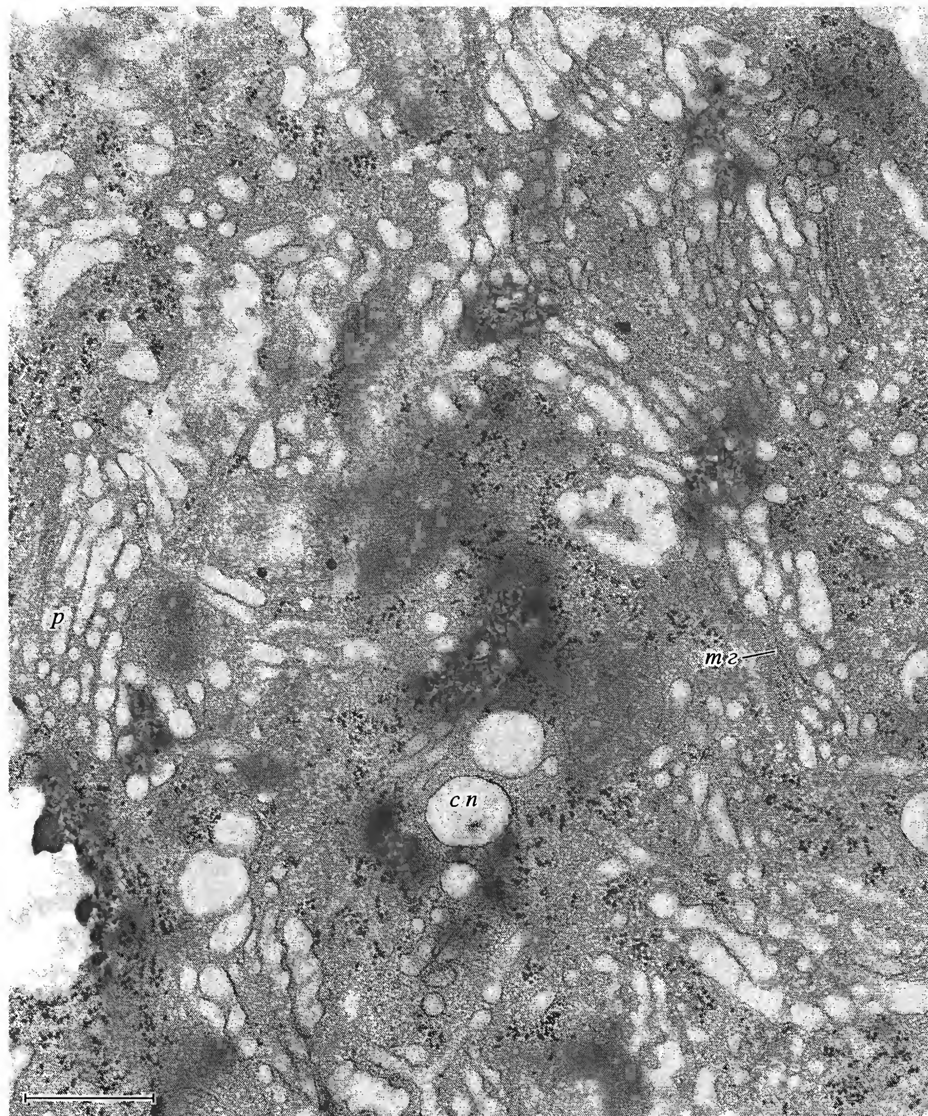


Таблица II. Фрагмент цитоплазмы с тельцами Гольджи (*т г*).

р — расширенная и перфорированная часть цистерн телец. Масштабная линейка — 0.5 мкм. Остальные обозначения те же, что и в табл. I.

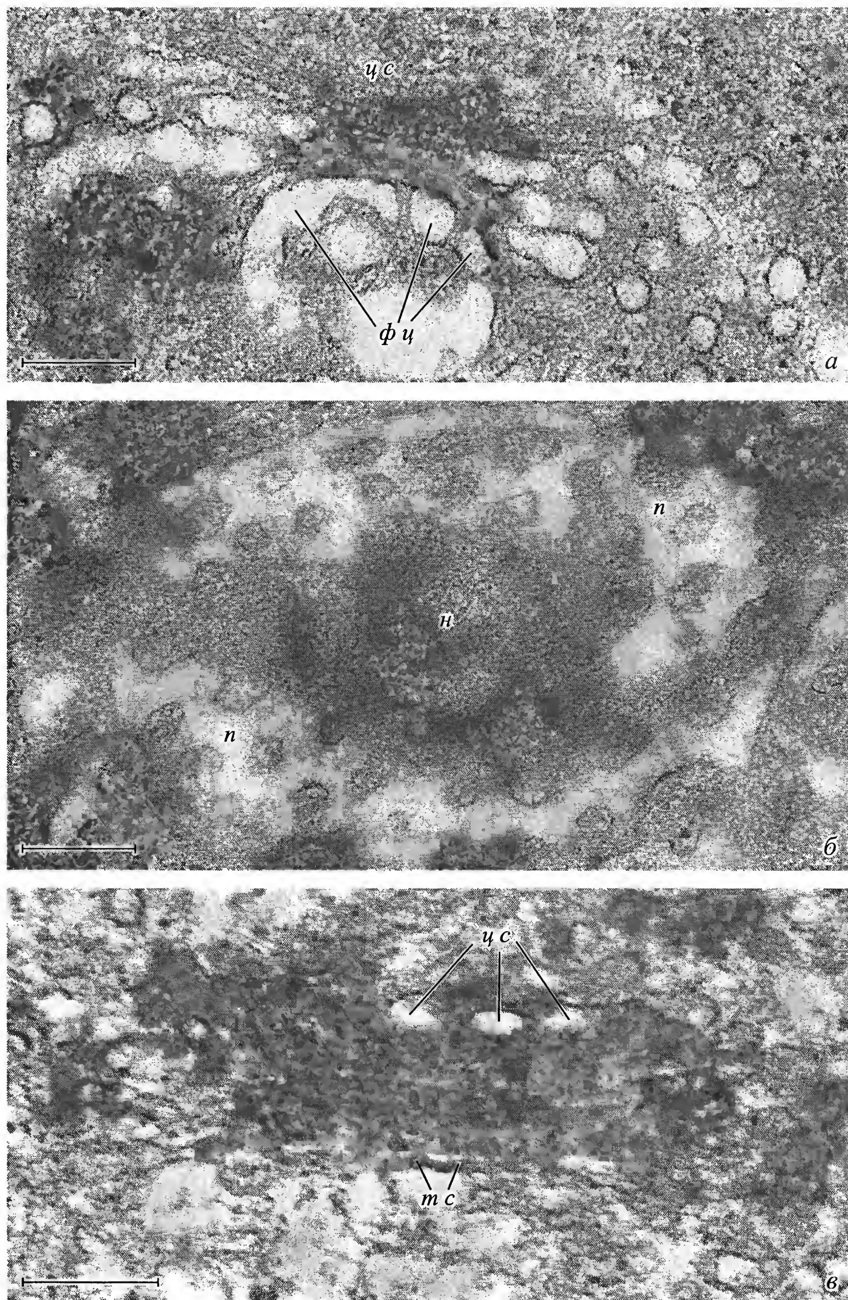


Таблица III. Тельца Гольджи в примордальном (*а*, *б*) и давно раскрытом кувшинах (*в*).

_а_, _в_ — вид цистерн телец на поперечном срезе; _б_ — вид в плане. _н_ — неперфорированная центральная и _п_ — перфорированная периферическая части цистерны, _т с_ — транс-сторона и _ц с_ — цис-сторона тельца, _ф ц_ — фрагментирующаяся на секретоные пузырьки транс-цистерна. Масштабная линейка — 0.25 мкм.

на различных этапах их развития *in vitro* приведены ранее (Андронова и др., 2007). Отметим только, что семена в случае образца ***b*** были собраны с 2 растений, ***c*** и ***f*** — с 3, ***d*** — с 1 растения. Отбор растений для высадки проводили дважды — через 13 мес (три варианта — $b_{ср}$, $c_{ср}$, $f_{нж}$) и 18 мес ($b_{вх}$, $b_{ср}$, $c_{ср}$, $d_{ср}$, $f_{ср}$, $f_{нж}$) культивирования. Растение считалось пригодным для высадки, если оно имело сформированный побег и несколько корней. Первые 8 мес до пересадки растения выращивали в асимбиотической культуре на среде Фаста (Fast, 1982). При пересадке большая часть из них была снова высажена на среду Фаста. Небольшая группа растений была пересажена на среду для симбиотического культивирования (Beyrle et al., 1985), на которую предварительно был высажен штамм гриба. Данный штамм был любезно предоставлен коллегами из Ботанического сада УрО РАН для проведения экспериментов по симбиотическому культивированию семян и протокормов орхидных (Куликов, Филиппов, 2003).

Корни растений перед высадкой в субстрат отмывали водой от остатков питательной среды, содержащей агар-агар. Небольшие пластмассовые баночки (4.5 × 4.5 см, 6.5 см выс.) заполняли сфагнумом и после этого высаживали в них растения. Число растений, которые высаживались в одну емкость, зависело от степени развития и длины их корней и побега. Самые крупные экземпляры высаживали по 1—2 шт., средние — по 3—4 шт., мелкие — по 5—11. После высадки растения содержали при комнатной температуре и освещении лампами дневного света.

Первая высадка проводилась в сентябре 2001 г. (на этапе 13 мес культивирования). Было высажено 77 растений, которые были получены в асимбиотической культуре *in vitro*. Из них в октябре 2001 г. 39 были высажены в места естественного произрастания растений-доноров семян (Ленинградская обл., Приозерский р-он, Приладожская станция СПбГУ), остальные культивировали в лабораторных условиях. Учет живых растений проводили в апреле 2002 г. (в лаборатории) и в июле 2003 г. (в природных условиях, т. е. через два зимних периода).

Вторая высадка осуществлялась в феврале 2002 г. (на этапе 18 мес культивирования). Было высажено 241 растение, выращенное в асимбиотической культуре, и 124 растения, выращенных в симбиотической культуре (далее в тексте и таблицах они будут обозначены *). Учет живых растений проводили в апреле 2002 г. Часть живых растений (172 шт. + 11* шт.) в конце апреля была высажена в природные условиях на территории Приладожской учебно-научной станции СПбГУ. Частичный осмотр данных посадок проводили в июле 2002 г. (в год высадки) и полный — в июле 2003 г. (через один зимний период). Максимальное число высаженных растений (64 шт.) составили потомки — $f_{нж}$ и 41 шт. — варианта $c_{ср}$. Число используемых в эксперименте растений других вариантов составило 13—20 растений.

В природные условия растения высаживали прямо в сосудах, у которых были предварительно удалены дно и часть боковой стенки. Пластмассовые емкости были оставлены как ориентиры для более точного определения места произрастания экспериментальных растений. Каждый сосуд был снабжен этикеткой с порядковым номером растения.

Площадки для высадки были заложены в местах произрастания изучаемых растений. Они были выбраны в 4 фитоценозах: 1 — осинник марьяннико-чернично-сфагновой (ЦП1), 2 — осинник полевицево-вейниковый (ПЦ2), 3 — березняк хвощово-чернично-сфагновый (ПЦ3), 4 — осинник щучково-вейниковый (ЦП4). Предварительно в 2001 и 2002 гг. были изучены возрастная структура и численность данных ценопопуляций. Все они были охарактеризованы как нормальные, полночленные. В каждой из них были обнаружены растения ювенильной возрастной группы, что свидетельствовало о наличии естественного семенного возобнов-

ления в них. Численность особей в ЦП1, ЦП2 и ЦП3 была постоянной или увеличилась (примерно на 20 растений) и достигла на второй год изучения 124—148 растений. В ЦП4 наблюдалось снижение общей численности изучаемых растения с 70 до 41 (Ивасенко, 2003). На основании результатов изучения было сделано заключение о стабильном существовании ценопопуляций и о том, что территория их произрастания по экологическим условиям оптимальна для проведения эксперимента по искусственной подсадке растений, полученных в культуре *in vitro*.

Результаты и их обсуждение

На ранних этапах культивирования выделились быстро и медленно растущие растения. Через 8 мес культивирования наибольшими морфометрическими параметрами отличались растения варианта $c_{ср}$ и группа растений внутри варианта $f_{нж}$ (рис. 1). Длина быстрорастущих растений в 3 раза, а ширина базальной части в 2 раза превышали таковые у растений всех остальных вариантов. Кроме того, у них уже через 8 мес культивирования было отмечено формирование корней.

Через 13 мес культивирования *in vitro* число корней и листьев у растений различных вариантов, используемых в эксперименте по пересадке растений в почвенный субстрат ($b_{ср}$, $c_{ср}$, $f_{нж}$), было примерно одинаковыми. Корни у растений $c_{ср}$ и $f_{нж}$ имели одинаковую длину, а у растений $b_{ср}$ они были в 2 раза короче. Длина листьев у растений $f_{нж}$ в 2 раза превышала таковую у растений остальных вариантов. Соотношение длины листьев и корней у растений вариантов $b_{ср}$ и $f_{нж}$ составило 2 : 1, а у $c_{ср}$ — 1 : 1 (рис. 2). Тем самым, по некоторым морфометрическим параметрам растения разных вариантов на данном этапе эксперимента практически не различались, а по некоторым из них различались существенно.

Результаты эксперимента, проведенного в лабораторных условиях с сентября 2001 по апрель 2002 г. представлены в табл. 1. Средний процент живых расте-

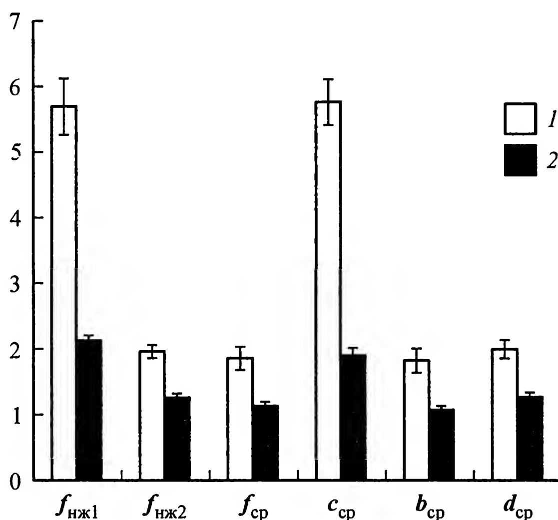


Рис. 1. Некоторые морфометрические параметры растений разных образцов через 8 мес культивирования.

По оси абсцисс — варианты семян, из которых были получены растения; по оси ординат — морфометрические параметры растений: *1* — длина растения, мм; *2* — ширина утолщенной базальной части, мм.

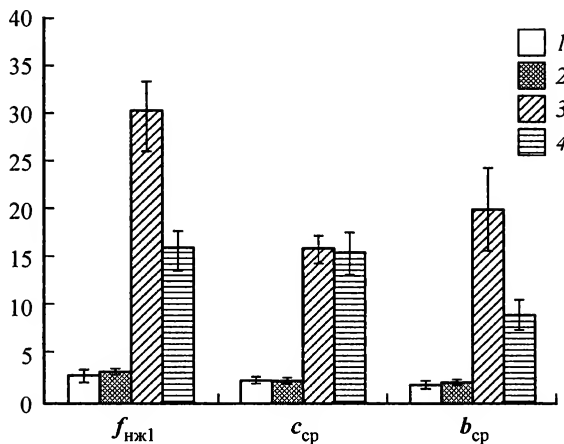


Рис. 2. Некоторые морфометрические параметры растений разных образцов через 13 мес культивирования.

По оси абсцисс — варианты семян, из которых были получены растения; по оси ординат — морфометрические параметры растений: *1* — число корней, шт.; *2* — число листьев, шт.; *3* — длина трубки листьев, мм; *4* — длина корней, мм.

ний, высаженных через 13 мес культивирования *in vitro*, варьировал от 0 % у $f_{нж}$ до 50 % у $c_{ср}$ и 86 % у $b_{ср}$. В целом он составил 45 %. На начальном этапе эксперимента участвовали 38 крупных, средних и мелких растений. Доля живых растений на момент учета в апреле была выше в группах крупных и средних экземпляров. Несмотря на то что некоторые морфометрические параметры у растений $f_{нж}$ и $c_{ср}$ были выше, чем у растений варианта $b_{ср}$, жизнеспособность в эксперименте, проведенном в лабораторных условиях, наоборот, у них была ниже (особенно у растений варианта $f_{нж}$).

Результаты эксперимента, проведенного с октября 2001 по июль 2003 г. в природных условиях, представлены в табл. 2. Высадки растений проводились накануне наступления холодов и зимнего периода. Учет живых растений производили только спустя 2 зимних периода, на второй год вегетации. Было высажено 39 растений, большинство из них принадлежали вариантам $b_{ср}$ и $f_{нж}$. Несмотря на численное превосходство в момент посадки, ни одного растения данных вариантов не удалось обнаружить в июле 2003 г. Были обнаружены живые растения только одного варианта — $c_{ср}$: 33 % (3 растения из 9 посаженных). При этом на площадках в сфагновых сообществах вегетировала половина, а в травянистых ассоциациях — четверть от числа посаженных растений (рис. 3—5).

Через 18 мес культивирования *in vitro* наибольшее число листьев к этому времени имели растения вариантов $c_{ср}$ и $f_{нж}$ (3—4 шт. по сравнению с 2—3 шт. у растений остальных вариантов). Растения образца $c_{ср}$ имели максимальную длину листьев и корней. Длина корней у них увеличилась с 16 до 57 мм и на этапе 18 мес культивирования превышала в 3 раза длину корней растений варианта $f_{нж}$, и в 7—14 раз длину корней растений остальных вариантов. Изменилось и соотношение длины листьев к длине корней у растений варианта $c_{ср}$ с 1 : 1 до 1 : 2, у растений $f_{нж}$ оно составило 1 : 1, а у $b_{ср}$ и $f_{ср}$ — 3 : 1 (рис. 6). Таким образом, растения разных вариантов на данном этапе эксперимента различались скоростью роста побега и корня. При этом в случае некоторых из них рост побега явно преобладал над ростом корня. У других ростовые показатели были одинаковые. У третьих, наоборот, ростовые процессы корня были существенно выше, чем побега.

ТАБЛИЦА 1

Число растений, высаженных из культуры *in vitro* в октябре 2001 г. и феврале 2002 г., и доля живых растений, вегетирующих в лабораторных условиях в апреле 2002 г.

Вариант	Растения высажены в возрасте 13 мес (29 IX 2001)							Растения высажены в возрасте 18 мес (7—13 II 2002)						
	растения, различающиеся по размеру						средний % живых растений (апрель 2002 г.)	растения, различающиеся по размеру						средний % живых растений (апрель 2002 г.)
	крупные		средние		мелкие			крупные		средние		мелкие		
	высажено, шт.	%	высажено, шт.	%	высажено, шт.	%		высажено, шт.	%	высажено, шт.	%	высажено, шт.	%	
$c_{ср}$	8	63	4	25	—	—	50	12	83	15	100	8	100	94
$f_{нж}$	6	0	9	0	4	0	0	66	97	24	83	—	—	93
$b_{ср}$	2	100	2	100	3	67	86	3	67	12	92	4	100	89
$f_{ср}$	—	—	—	—	—	—	—	3	100	11	82	12	75	81
								15*	87*	29*	24*	80*	0*	16
$d_{ср}$	—	—	—	—	—	—	—	9	100	20	75	20	20	57
$b_{вх}$	—	—	—	—	—	—	—	4	100	12	92	6	67	86

Примечание. «—» — данные отсутствуют, так как в опыте растения данного образца не использовали; * — растения выращены в симбиотической культуре *in vitro*.

ТАБЛИЦА 2

Число высаженных из культуры *in vitro* растений (возраст 13 мес) и доля живых растений (потомков семян разных вариантов) на второй год вегетации на различных площадках в природных условиях

Вариант	Ценопопуляции																								Площадки					
	ЦП3						ЦП1						ЦП2				ЦП4				всего		сфагновые		травянистые	
	Площ1		Площ2		Площ3		Площ1		Площ2		Площ3		Площ1		Площ2		Площ1		Площ2							
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
$c_{ср}$	1к	$\frac{1}{100}$	3к	$\frac{1}{33}$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3к	$\frac{0}{0}$	2к	$\frac{1}{50}$	—	—	9	$\frac{3}{33}$	4	$\frac{2}{50}$	5	$\frac{1}{20}$
$f_{нж}$	—	—	—	—	10	$\frac{0}{0}$	6с 6к	$\frac{0}{0}$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22	$\frac{0}{0}$	22	$\frac{0}{0}$	—	—
$b_{ср}$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2к 6м	$\frac{0}{0}$	—	—	—	—	—	—	8	$\frac{0}{0}$	—	—	8	$\frac{0}{0}$
Σ Всего																					39	$\frac{3}{8}$	26	$\frac{2}{8}$	13	$\frac{1}{8}$

Примечание. Здесь и в табл. 3: 1 — всего высажено растений, шт.; 2 — живые: $\frac{\text{всего, шт.}}{\%}$; к — крупные, с — средние, м — мелкие; площ1—3 — разные площадки; ЦП1—4 — разные ценопопуляции.

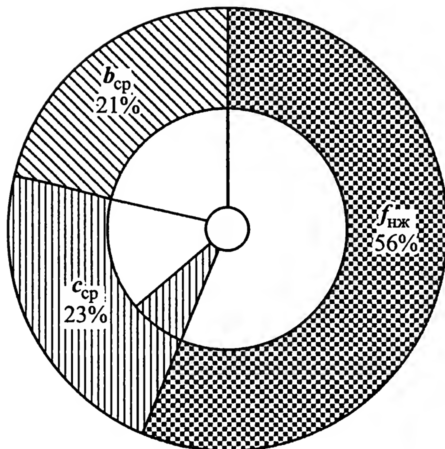


Рис. 3. Соотношение доли высаженных (внешний круг) и живых (внутренний круг) растений разных вариантов по всем площадкам в эксперименте, проводимом с октября 2001 по июль 2003 г.

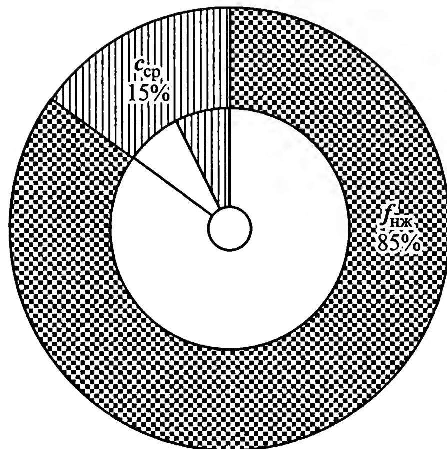


Рис. 4. Соотношение доли высаженных (внешний круг) и живых (внутренний круг) растений разных вариантов по площадкам в сфагновых ассоциациях в эксперименте, проводимом с октября 2001 по июль 2003 г.

Средний процент живых растений разных вариантов высаженных через 18 мес культивирования, был наиболее низким у $d_{ср}$ — 57 %, в случае растений остальных вариантов он доходил до 81—94 % (табл. 3).

Процент живых растений варианта $f_{ср}$, высаженных на этапе 18 мес, после асимбиотического культивирования (среда Фаста) составил 81 %, а после симбиотического культивирования — только 16 % (число и доля участия растений разных вариантов и их распределение на разных площадках в природных условиях — см. табл. 3; рис. 7—9).

Растения варианта $c_{ср}$ были высажены на каждой из 10 заложенных площадок, и на всех из них на второй год вегетации (через один зимний период) были обнаружены живые растения. Их доля варьировала от 25 до 100 %. В целом травянистые ассоциации оказались более благоприятными для растений данного варианта, в среднем здесь вегетировало около половины растений от числа высаженных на площадках в сфагновых ассоциациях — только треть.

Растения варианта $f_{нж}$ были высажены также на каждую из заложенных площадок. В сфагновых ассоциациях были обнаружены живые растения (от трети до половины от числа посаженных). Из 4 площадок в травянистых ассоциациях растения вегетировали только на 2 (на одной из них доля живых растений составила примерно 4/5 от числа высаженных растений, а дру-

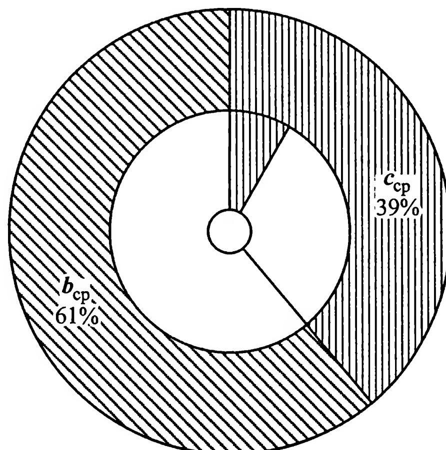


Рис. 5. Соотношение доли высаженных (внешний круг) и живых (внутренний круг) растений разных вариантов по площадкам в травянистых ассоциациях в эксперименте, проводимом с октября 2001 по июль 2003 г.

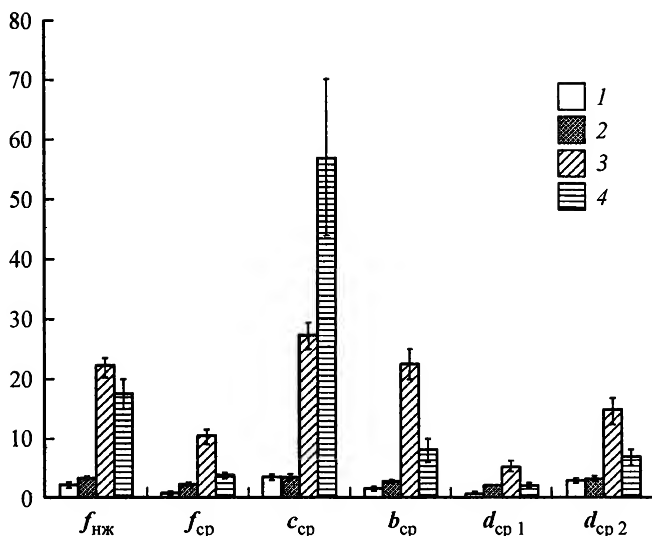


Рис. 6. Некоторые морфометические параметры растений разных образцов через 18 мес культивирования.

По оси абсцисс — варианты семян, из которых были получены растения; по оси ординат — морфометрические параметры растений: *1* — число корней, шт.; *2* — число листьев, шт.; *3* — длина трубки листьев, мм, *4* — длина корней, мм.

гой — всего 1/4 часть). В целом площадки, заложенные в сфагновых ассоциациях, оказались немного более благоприятными для вегетации растений данного варианта по сравнению с площадками в травянистых ассоциациях.

Растения варианта $b_{ср}$ были высажены не на всех площадках, а только на 2 в сфагновых и 2 в травянистых ассоциациях. Живые растения были обнаружены на каждой из площадок в сфагновых ассоциациях (25 и 100 %) и на одной в травянистых ассоциациях (50 %). В целом сфагновые ассоциации были более благоприятными для вегетации растений данного варианта.

Растения варианта $d_{ср}$ были обнаружены только на 1 площадке из 3 в сфагновых ассоциациях (20 %), и ни на одной из 2 в травянистых ассоциациях, на которые они были высажены.

Растения $f_{ср}$ были высажены на 3 сфагновых и 2 травянистых площадках. При этом на площадках в 2 сфагновых ассоциациях в ЦП3 доля живых растений составила 20 и 100 %, а на площадке в ЦП1 — 0 %. На площадках в травянистых ассоциациях — ЦП2 — 0 %, а на площадке ЦП4 — 50 %.

Растения $b_{вх}$ были высажены на 2 в сфагновых и 3 в травянистых ассоциациях. Живые растения были обнаружены только на 1 сфагновой (примерно треть растений от числа посаженных) и 1 травянистой (примерно пятая часть).

В целом доля живых растений каждого из вариантов варьировала на площадках, заложенных как в пределах одной ассоциации, так и в разных ассоциациях (рис. 8, 9).

В целом среди растений, высаженных в возрасте 18 мес культивирования, наиболее жизнеспособными оказались растения варианта $c_{ср}$ — примерно 50 % живых растений данного варианта были обнаружены в момент учета на второй год вегетации. На втором месте $b_{ср}$, $f_{ср}$, $f_{нж}$ — около трети растений от числа посаженных. Наименее жизнеспособным оказалось потомством $b_{вх}$ и $d_{ср}$ — только десятая часть растений вегетировала на следующий год после высадки (рис. 8).

С р а в н е н и е р е з у л ь т а т о в д в у х э к с п е р и м е н т о в. В лабораторных условиях доля живых растений варианта $b_{ср}$, высаженных через 13 и 18 мес культивиро-

ТАБЛИЦА 3

Число высаженных из культуры *in vitro* растений (возраст 18 мес) и доля живых растений — потомков семян разных образцов, на первый год вегетации на различных площадках в природных условиях (обозначения см. табл. 1 и 2)

Вариант	Ценопопуляции																				Площадки					
	ЦП3						ЦП1						ЦП2				ЦП4				всего		сфагновые		травянистые	
	Площ1		Площ2		Площ3		Площ1		Площ2		Площ3		Площ1		Площ2		Площ1		Площ2							
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
$f_{ср}$	5м	1/20	—	—	3с	3/100	3с	0/0					—	—	4м	0/0			2к	1/50	17	5/30	11	4/36	6	1/17
									3с*	0*/0*	5к*	0*/0*					3с*	0*/0*			11*	0*/0*	8*	0*/0*	11*	0*/0*
$f_{нж}$	3к	1/33	3к	1/33	4с 6к	6/60	6к	2/33	10с	3/30	6к	2/33	5к	0/0	6к	5/83	3к	0/0	12к	3/25	64	23/36	38	15/40	26	8/31
$b_{ср}$	4с	1/25	—	—	—	—	—	—	1к	1/100	—	—	4с	0/0	—	—	4с	2/50	—	—	13	4/31	5	2/40	8	2/25
$c_{ср}$	3к	1/33	3к	1/33	5с	2/40	—	—	5с	1/20	2к	1/50	3к	2/67	4с 2к	3/50	8м 4с	3/75	2к	2/100	41	16/39	18	6/33	23	10/44
$d_{ср}$	3с	0/0	4к	1/20	—	—	3с	0/0	—	—	—	—	—	—	5с	0/0	5с	0/0	—	—	20	1/5	10	1/10	10	0/0
$b_{вх}$	—	—/—	2к	0/0	—	—	3м	1/33	—	—	—	—	3с	0/0	2с	0/0	4с	1/25	3с	0/0	17	2/12	5	1/20	12	1/8
Σ Всего	18	4/22	12	3/25	18	11/61	15	3/20	16	5/31	8	3/38	15	2/13	23	8/35	28	6/21	19	6/32	172	51/30	87	29/33	85	22/26
									3*	0*/0*	5*	0*/0*					3*	0*/0*			11*	0*/0*	8*	0*/0*	3*	0*/0*

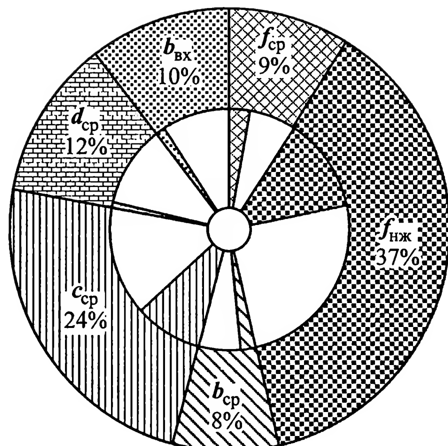


Рис. 7. Соотношение доли высаженных (внешний круг) и живых (внутренний круг) растений разных вариантов по всем площадкам в эксперименте, проводимом с апреля 2002 по июль 2003 г.

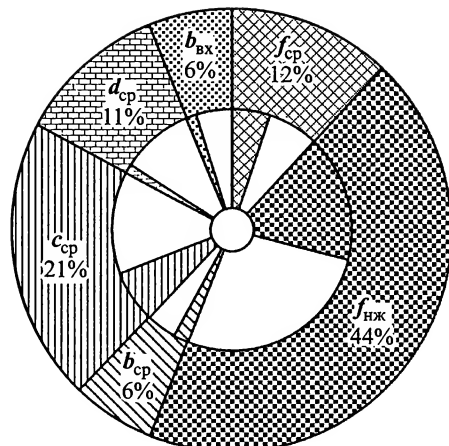


Рис. 8. Соотношение доли высаженных (внешний круг) и живых (внутренний круг) растений разных вариантов по всем площадкам в сфагновых ассоциациях в эксперименте, проводимом с апреля 2002 по июль 2003 г.

вания *in vitro*, была практически одинаково высокой и составила соответственно 86 и 89 %. В природных условиях на второй год вегетации было обнаружено 31 % живых растений.

В случае варианта $f_{нж}$ наблюдалось достаточно большое различие в числе живых растений при их высадке после 13 и 18 мес культивирования. Если в первом эксперименте в лабораторных условиях к моменту подведения итога не осталось ни одного живого растения, то во втором — процент живых растений был практически максимальным — 93 %. В природных условиях в первом эксперименте — 0 %, во втором — 36 %.

Доля живых растений в случае варианта $c_{ср}$ составила 50 % при высадке растений в лабораторных условиях после 13 мес культивирования и 94 % — 18 мес; в природных условиях — 33 и 39 %. Растения варианта $c_{ср}$ оказались наиболее жизнеспособными и в первом и во втором экспериментах, как в лабораторных, так и в природных условиях, на площадках, заложенных как в сфагновых, так и в травянистых ассоциациях. Одинаковый процент живых растений данного варианта в разных экспериментах, по-видимому, связан с тем, что потомство было менее гетерогенно по темпам развития в культуре *in vitro*, растения относились к группе быстрорастущих, у которых относительно рано сформировались корни. По длине

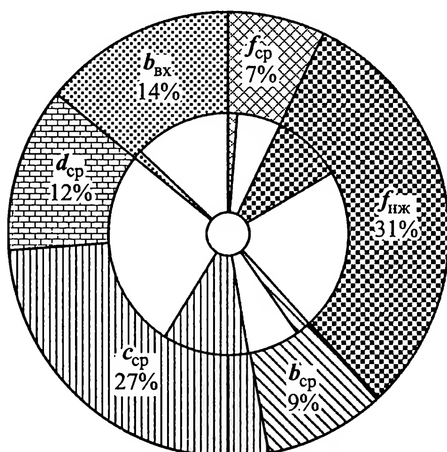


Рис. 9. Соотношение доли высаженных (внешний круг) и живых (внутренний круг) растений разных образцов по площадкам в травянистых ассоциациях в эксперименте, проводимом с апреля 2002 по июль 2003 г.

корней они превосходили растения всех остальных вариантов, тем самым растения смогли адаптироваться к различным условиям культивирования. Рост корней у них опережал рост побега, что дало возможность растениям данного варианта адаптироваться к разным почвенным условиям. Вероятно, это оказалось наиболее существенной отличительной характеристикой растений варианта $c_{ср}$, которая обеспечивала их преимущество перед растениями других вариантов для выживания на более сухих площадках в травянистых ассоциациях.

Одной из важных характеристик является число зеленых листьев у вегетирующих растений. В первом эксперименте все живые растения на второй год вегетации в природных условиях имели зеленые листья. Они являлись потомками варианта $c_{ср}$. Из 51 растения во втором эксперименте с зелеными листьями были всего 12, что составляет 7 % от числа высаженных и 24 % от числа живых растений. Группу растений с зелеными листьями составляли: по 1 растению варианта $b_{ср}$ и $f_{ср}$, 4 растения варианта $c_{ср}$ и 6 растений $f_{пж}$. Доля растений с зелеными листьями от числа высаженных составила 6 % ($f_{ср}$), 8 % ($b_{ср}$), 9 % ($f_{пж}$) и 10 % ($c_{ср}$), а от числа обнаруженных живых растений 20 % ($f_{ср}$) и 25 % (у всех остальных).

Жизнеспособность растений в лабораторных условиях была намного выше (45 % — первый и 83 % — второй эксперимент), чем в природных (8 % и 30 %). Доля живых растений была выше во втором эксперименте, где использовались растения старшего возраста. На сфагновых площадках процент живых растений был выше по сравнению с площадками, заложенными в травянистых ассоциациях.

Потомство различных растений оказалось в разной степени жизнеспособным после высадки в природные условия. Наиболее быстрорастущие растения оказались наиболее жизнеспособными, как при развитии в культуре *in vitro*, так и после их пересадки в природные условия. Эти растения принадлежали вариантам $f_{пж}$ и $c_{ср}$. Не случайно, что на третий год вегетации были обнаружены живые растения именно этих вариантов (1 растение образца $c_{ср}$ осенней высадки, 1 растение $c_{ср}$ и 1 растение $f_{пж}$ весенней высадки). На четвертый год вегетировали по 1 растению вариантов $c_{ср}$ и $f_{пж}$ весенней высадки. Все растения произрастали на площадках, заложенных в сфагновых ассоциациях. На площадках в травянистых ассоциациях не сохранилось ни одного живого растения.

На основании результатов проведенного эксперимента был сделан вывод, что быстрорастущие в культуре *in vitro* растения обладают большей способностью адаптироваться к изменению условий произрастания и оказываются более жизнеспособными при пересадке в природные места обитания.

Благодарности

Авторы выражают благодарность П. В. Куликову и И. И. Шамрову за ценные советы по редактированию статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49595), программы президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» и гранта по поддержке ведущих школ РФ (№ НШ-4834.2006.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андронова Е. В., Ивасенко Ж. В., Федорова Н. А. Жизнеспособность и темпы развития сеянцев различных растений *Dactylorhiza maculata* s. l. в культуре *in vitro* // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 7. С. 1033—1046.

Ивасенко Ж. В. Результаты изучения возрастной структуры и численности ценопопуляций пальчатокорника Фукса (*Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó) в Ленинградской области // Биолог. вестн. 2003. Т. 7. № 1-2. С. 70—73.

Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Особенности микоризообразования в онтогенезе орхидных умеренной зоны в природе и культуре *in vitro* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 1. С. 51—59.

Beyrle H., Penningsfild F., Hock B. Orchideenmykorrhiza: Symbiotische Anzucht einiger *Dactylorhiza*-Arten // Zeitsch. Mykol. 1985. Bd 51. N 2. S. 185—198.

Fast G. European terrestrial orchids (symbiotic and asymbiotic methods) // Orchid biology reviews and perspectives / J. Arditti (ed.). Ithaca, London, 1982. Vol. 2. P. 309—326.

SUMMARY

Studies of seed germination and cultivating offsprings of 12 different plants from the same *Dactylorhiza maculata* s. l. population have revealed a high heterogeneity of the genets for the rate of their development and viability in both experimental *in vitro* and natural conditions. The viability of the plants after transferring them from *in vitro* culture to soil was higher in laboratory (45 % when transplanting after 13 months cultivation *in vitro*, and 83 % after 18 months cultivation *in vitro*), than in natural conditions (8 % and 30 % respectively). The percent of living plants was higher in experiments on plants cultivated 18 months *in vitro*. The viability of different plant offsprings is very various. The plants characterized by high rates of growth were more viable in both *in vitro* culture and after transfer to natural conditions.

УДК 581.82 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 10

© А. Е. Васильев

НЕКТАРНИКИ ПЕРИСТОМА В ЗАКРЫТЫХ КУВШИНАХ *NEPENTHES KHASIANA* (*NEPENTHACEAE*) СЕКРЕТИРУЮТ ПОЛИСАХАРИДНУЮ СЛИЗЬ

A. E. VASSILYEV. THE NECTARIES OF THE PERISTOME IN THE CLOSED PITCHERS OF *NEPENTHES KHASIANA* (*NEPENTHACEAE*) SECRETE POLYSACCHARIDE SLIME

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vassilyev@list.ru
Поступила 28.03.2001

Проведено исследование ультраструктуры клеток нектарника с использованием данных морфометрии. В растущих, еще закрытых кувшинах (до начала секреции нектара) секреторные клетки нектарников их перистома выделяют полисахаридную слизь. Об этом свидетельствует их ультраструктура, типичная для слизеобразующих клеток: преобладание телец Гольджи (диктиосом), продуцирующих крупные секреторные пузырьки, слой слизи в периплазматическом пространстве и межклетниках. Тельца Гольджи в процессе синтеза слизи, очевидно, функционируют по типу «тока» их цистерн по тельцу от цис-стороны, где цистерны образуются, к транс-стороне, где они фрагментируются на секреторные пузырьки. В пользу такого механизма свидетельствуют полученные ультраструктурные данные (прежде всего отсутствие транспортных пузырьков между соседними цистернами в тельцах Гольджи). После открывания кувшинов в период секреции нектара число диктиосом сокращается, а слизь исчезает. Высказано предположение о роли слизи в герметизации кувшинов до их открывания.

Ключевые слова: плотоядные растения, *Nepenthes*, нектарники, ультраструктура и функция.

В предыдущем сообщении (Васильев, Муравник, 2007) было показано, что секреторные клетки нектарников крышки кувшинов *Nepenthes khasiana*, имеющих такое же анатомическое строение, как и пищеварительные железки этого плотоядного растения, до начала секреции нектара (в закрытых кувшинах) обладают такой же

высоко активной эндомембранной системой. На этом основании был сделан вывод, что нектарники крышки в этот период выполняют ту же функцию синтеза и секреции гидролитических ферментов, что и пищеварительные железки (Васильев, 2006). В этой связи представляло интерес исследовать особенности эндомембранной системы клеток нектарников перистома (ободка) еще закрытых кувшинов *N. khasiana*, имеющих отличное от пищеварительных железок строение. Данные по ультраструктуре, включая эндомембранную систему клеток нектарников перистома в период секреции нектара (в раскрытых кувшинах), опубликованы ранее (Васильев, 1977).

Материал и методика работы описаны в предыдущей статье (Васильев, 2006). Морфометрическое исследование включало определение площади мембран эндоплазматического ретикулума, числа органелл на срезе секреторной клетки, параметров телец Гольджи и числа слизевых и белковых секреторных пузырьков на 10 мкм^2 цитозоля.

Результаты и обсуждение

Нектарники располагаются на внутренней поверхности края кувшина. По анатомии они резко отличаются от пельтатных нектароносных железок крышки кувшинов и пищеварительных железок. Железки крупные, цилиндрической формы (высота 300—350, диаметр 80—100 мкм), почти целиком погружены в основную ткань перистома. Состоят они из 1 слоя веерообразно расходящихся палисадных наружных (свободных) и более или менее изодиаметрических или слегка вытянутых внутренних (погруженных) клеток секреторной паренхимы (табл. I, *а*). От основной ткани перистома железка отделена одним слоем барьерных клеток, имеющих подобные пояскам Каспари радиальные (антиклинальные) стенки. Полностью сформированные железки перистома встречаются уже в примордиях кувшинов, по мере разрастания кувшина закладываются новые железки.

В растущих (плотно закрытых крышкой) кувшинах клетки палисады и паренхимы будущих нектарников перистома имеют сходную ультраструктуру, а именно такую, которая характерна для клеток, секретирующих чистые аморфные полисахариды в виде слизи (Васильев, 1977; Gunning, Stter, 1996, и др.), в том числе для слизевых железок плотоядных растений (*Drosera*: Dexheimer, 1978; Outenreath, Dauwalder, 1982; Муравник, 2000; *Pinguicula*: Муравник, 1988; *Drosophyllum*: Васильев, Муравник, 1993, и др.). В них образуется слой периплазматического пространства различной ширины, заполненный слизью (табл. I, *б*). Слизь накапливается и в межклетниках. В цитоплазме преобладает аппарат Гольджи (табл. II; см. таблицу) — часть эндомембранной системы, одной из основных функций которой в нерастущих клетках является синтез и секреция полисахаридной слизи (Hawes, 2005). Интересно, что тельца Гольджи (диктиосомы) в клетках железок *Nepenthes khasiana* занимают больший объем, чем тот, который известен для слизеобразующих клеток (25 % — *Rheum*: Schnepf, 1968), в том числе для железок плотоядных растений (10 % — *Pinguicula*: Муравник, 1988). Если тельца Гольджи являются наиболее выделяющимся компонентом клеток, то другой элемент эндомембранной системы — эндоплазматический ретикулум — развит слабо (см. таблицу).

Многочисленные тельца Гольджи по отношению друг к другу ориентированы беспорядочно, поэтому соседние тельца выглядят по-разному в зависимости от того, в какой плоскости клетки они рассечены (табл. II). Тельца Гольджи продуци-

Некоторые морфометрические параметры нектарников перистома закрытых (растущих) и давно открытых кувшинов *Nepenthes khasiana*

Положение нектарников	Парциальный объем, %		Число органелл на срезе клетки				Число пузырьков на 100 мкм^2 цитозоля	
	телец Гольджи	ретикулума	лейкопластов	митохондрий	пероксисом	телец Гольджи	слизевых	иных
В закрытых кувшинах	30.1 ± 1.5	2.6 ± 0.2	3.9 ± 0.6	16.3 ± 1.2	0.5 ± 0.4	55.2 ± 5.3	17 ± 2	3 ± 1
В раскрытых кувшинах	0.3 ± 0.1	8.2 ± 0.7	4.2 ± 0.6	15.1 ± 1.6	0.3 ± 0.2	1.2 ± 0.2	1 ± 1	17 ± 2

руют крупные (0.2—0.4 мкм в диам.) прозрачные секреторные пузырьки со слизью (табл. II). Мембрана пузырьков включается в плазмалемму, а слизь выбрасывается в периплазматическое пространство. Перед слиянием с плазмалеммой пузырьки, очевидно, сливаются друг с другом в более крупные. Кроме крупных слизевых пузырьков в цитоплазме редко встречаются (как правило, вне связи с тельцами Гольджи) мелкие (0.05 мкм) серые пузырьки, иногда образующие короткие цепочки. Они образуются и в секретирующих нектар нектарниках раскрытых кувшинов. Полученные данные не позволяют высказать обоснованные соображения о происхождении и роли мелких пузырьков.

Тельца Гольджи построены полярно, в них легко можно различить цис- и транс-стороны (табл. III, *а*). Они состоят из 5—8 цистерн: 1—2 цис-цистерн с полостью, заполненной серым содержимым, плохо различимых, 2—4 медианных цистерн с более плотным содержимым и 2—3 транс-цистерн, узких, без различимой полости. Диаметр медианных цистерн составляет 1.43 ± 0.11 мкм. Каждая цистерна (кроме цис) состоит из 2 частей — центральной сплошной с узким (0.02 ± 0.01 мкм) просветом и периферической с широким (0.09 ± 0.01 мкм) просветом. Периферическая часть цистерн перфорирована многочисленными «окнами» эллипсовидной формы и разного размера (в среднем 0.03 × 0.05 мкм) (табл. III, *б*), часто волнистая. В соотношении перфорированной периферии и сплошной центральной части цистерн наблюдается градиент от цис- к транс-стороне тельца Гольджи: у наружной транс-цистерны диаметр сплошной центральной части минимальный. Несколько отступя от пачки, с транс-стороны часто располагается дуговидно или кольцевидно согнутая цистерна с равномерно расширенной полостью, рассеченная на части, равные секреторным пузырькам в цитоплазме (табл. III, *а*). По-видимому, слизевые пузырьки возникают путем фрагментации всей этой цистерны. Транс-Гольджи ретикулум, характерный для белок-секретирующих клеток (Geuze, Morré, 1991; Васильев, Муравник, 1993; Vassilyev, 2005, и др.), и связанные с ним мелкие, в том числе окаймленные, пузырьки не обнаружены.

Как видно на поперечных и в особенности скользящих (табл. III, *б*) срезах цистерн, характерной особенностью телец Гольджи будущих нектарников перистома растущих кувшинов *Nepenthes khasiana* является отсутствие крупных пузыревидных вздутий по краю цистерн, что отличает тельца Гольджи от телец слизеобразующих клеток как плотоядных (*Pinguicula*: Муравник, 1988; *Drosera*: Dexheimer, 1978; *Drosophyllum*: Васильев, Муравник 1993), так и других (*Rheum*: Schnepf, 1968; *Zea*: Gunnimg, Steer, 1995, и др.) растений. Рядом с цистернами изолированные пузырьки также отсутствуют.

В литературе (Mollenhauer, Morré, 1980; Васильев, Муравник, 1993; Hawes, 2005, и др.) давно дискутируется вопрос, как функционируют цистерны в тельцах Гольджи. Первоначально общепринятой являлась гипотеза «тока» цистерн в тельце, основанная главным образом на структуре телец в слизеобразующих клетках сосудистых растений и некоторых водорослей. Согласно этой гипотезе, цистерны постепенно смещаются от цис-стороны к транс-стороне. Крайняя транс-цистерна превращается в секреторные пузырьки (пузырек). Убыль цистерн на транс-стороне тельца Гольджи компенсируется формированием новых цистерн на цис-стороне. Впоследствии большее распространение получила гипотеза тока пузырьков между цистернами, основанная на изучении аппарата Гольджи в других типах клеток (в особенности клеток животных и дрожжей). Согласно этой гипотезе (Rothman, Orci, 1990; Васильев, Муравник, 1993; Andreeva et al., 1998, и др.), цистерны в тельце Гольджи занимают стационарное положение, а перенос содержимого в направлении от цис-цистерн к транс-цистернам происходит с помощью мелких «транспортных» пузырьков.

Отсутствие пузыревидных вздутий по краю цистерн телец Гольджи и изолированных пузырьков рядом с ними, а также увеличение ширины перфорированной части цистерн за счет сплошной части по направлению к транс-стороне в клетках перистома растущих кувшинов *Nepenthes khasiana* — важная особенность, которая свидетельствует о том, что на этой стадии, как и в слизеобразующих клетках других растений, тельца функционируют путем «тока» цистерн. Наружная транс-цистерна вся расширяется и затем подвергается везикуляции. В то же время тельца Гольджи в клетках пищеварительных железок плотоядных растений, в том числе пищеварительных железок *N. khasiana*, скорее всего, функционируют по типу «тока пузырьков» (Vassilyev, 2005; Васильев, 2006). Полученные по секреторным системам данные свидетельствуют о том, что описанные 2 механизма не исключают друг друга. Если синтез секрета локализован в самих тельцах Гольджи, как это имеет место в слизеобразующих клетках, то они функционируют по типу тока цистерн. Если же синтез происходит в эндоплазматическом ретикулуме (белки, в том числе гидролитические ферменты плотоядных растений), а в тельцах Гольджи осуществляется только модификация секрета, то тельца функционируют путем тока пузырьков между соседними цистернами.

Как и другие типы железок *Nepenthes khasiana* (Васильев, 2006; Васильев, Муравник, 2007), нектарники перистома варьируют по структуре эндомембранной системы. Так, в растущих кувшинах в перистоме встречаются железки с очень редкими (0—2 на срез клетки) тельцами Гольджи без расширенной периферической части их цистерн и без отложений слизи. При этом у некоторых телец можно видеть транс-Гольджи ретикулум и связанные с ним мелкие пузырьки. По-видимому, такие железки недавно образовались и еще не перешли к секреции слизи. Встречаются нектарники с признаками секреции слизи лишь у части клеток палисады — указание на то, что не все клетки железки начинают секрецию слизи одновременно.

Под давлением, создаваемым благодаря экзоцитозу секреторных пузырьков, слизь фильтруется сквозь оболочку. Давление слизи обусловливает разъединение оболочки смежных клеток и наружной стенки. В последнем случае накапливающаяся слизь образует «субкутикулярную полость», откуда она фильтруется через кутикулу в полость кувшина — в зону перистома. Здесь слизь может обеспечивать герметичность полости растущих кувшинов, предотвращая попадание инфекции. Известно (Juniper et al., 1989), что жидкость в растущих кувшинах стерильная. При переходе к секреции нектара активность аппарата Гольджи в клетках нектар-

ников перистома, как показывают ультраструктурные данные, резко сокращается. В раскрытых кувшинах этот аппарат состоит из небольшого числа телец Гольджи (почти в 20 раз меньшего, чем в клетках на стадии секреции слизи, см. таблицу). Перфорированная и расширенная периферическая часть цистерн исчезает, на ее месте появляются короткие узкие трубочки (табл. III, *в*), в результате чего диаметр цистерн заметно сокращается, составляя в среднем 0.69 ± 0.05 мкм. Характерная для телец Гольджи железок растущих кувшинов расширенная и фрагментирующаяся на слизевые пузырьки цистерна транс-стороны отсутствует, обычно нет и транс-Гольджи ретикулума с белковыми пузырьками (табл. III, *в*). И в цитоплазме слизевые пузырьки отсутствуют. Эти данные, свидетельствующие о прекращении синтеза и секреции слизи, согласуются с исчезновением периплазматического пространства со слизью. После прекращения синтеза и секреции слизи она постепенно вымывается в нектар, находящийся на поверхности перистома.

Таким образом, до начала осуществления своей основной функции — секреции нектара в раскрытых кувшинах — в закрытых (растущих) кувшинах нектарники выполняют, очевидно, другие функции, причем разные в зависимости от типа железок. В перистоме будущие нектарники секретируют полисахаридную слизь, которая способствует герметизации кувшинов, а в крышке — в дополнение к пищеварительным железкам вырабатывают гидролитические ферменты.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 206 с.

Васильев А. Е. Ультраструктура и субклеточные механизмы функционирования пищеварительных железок плотоядного растения *Nepenthes khasiana* (*Nepenthaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 12. С. 1883—1890.

Васильев А. Е., *Муравник Л. Е.* Функциональная морфология аппарата Гольджи растительной клетки // Цитология. 1993. Т. 35. № 1. С. 5—21.

Васильев А. Е., *Муравник Л. Е.* Нектарники крышки в закрытых кувшинах *Nepenthes khasiana* (*Nepenthaceae*) секретируют пищеварительную жидкость // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 8. С. 1141—1144.

Муравник Л. Е. Ультраструктура слизевых железок *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) в ходе их развития и функционирования // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 11. С. 1523—1535.

Муравник Л. Е. Влияние химической стимуляции на ультраструктуру железистых волосков у двух видов *Drosera* // Физиол. раст. 2000. Т. 47. № 4. С. 614—623.

Andreeva A., *Kutuzov M. F.*, *Evans D. E.*, *Hawes C. R.* The structure and function of the Golgi apparatus: a hundred years of questions // J. Exp. Bot. 1998. Vol. 49. P. 1281—1291.

Dexheimer J. Localisation ultrastructurale des phosphatases acides dans les cellules des glandes digestives du *Drosera capensis* pendant la synthèse de mucilage // Rev. Cytol. Biol. Végét. 1978. T. 1. N 1. P. 49—57.

Geuze H. J., *Morré D. J.* Trans-Golgi reticulum // J. Electron Microsc. Techn. 1991. Vol. 17. N 1. P. 24—34.

Gunning B. E. S., *Steer M. W.* Plant cell biology. Structure and function. Sudbury (Mass.), 1996. 146 p.

Hawes C. Cell biology of the plant Golgi apparatus // New Phytol. 2005. Vol. 165. N 1. P. 29—44.

Juniper B. E., *Robins R. J.*, *Joel D. M.* The carnivorous plants. London etc., 1989. 353 p.

Mollenhauer H. H., *Morré D. J.* The Golgi apparatus // The biochemistry of plants. 1980. Vol. 1. P. 437—488.

Outenreath R., *Dauwalder M.* Ultrastructural and radioautographic studies of the digestive glands of *Drosera capensis*. I. Development and mucilage secretion // J. Ultrastr. Res. 1982. Vol. 80. N 1. P. 71—88.

Rothman J. E., *Orci L.* Movements of protcins through the Golgi stack: a molecular dissection of vesicular transport // FASEB J. 1990. Vol. 115. N 6. P. 1460—1468.

Shnepf E. Zur Feinstruktur der schleimsezernierenden Drüsenhaare auf der Ochrea von *Rumex* und *Rheum* // Planta. 1968. Bd 79. N 1. S. 22—33.

Vassilyev A. E. Dynamics of ultrastructural characters of *Drosophyllum lusitanicum* Link (*Droseraceae*) digestive glands during maturation and after stimulation of secretion // Taiwania. 2005. Vol. 50. N 3. P. 167—182.

SUMMARY

A study of the peristome nectary ultrastructure was made including morphometric data. It was found that in the growing, still closed pitchers (prior to nectar secretion) the peristome nectaries discharge polysaccharide mucilage. This was evidenced by their ultrastructure typical of mucilage-producing cells, viz. the predominance of the Golgi bodies (dictyosomes) producing large secretory vesicles, the presence of the periplasmic space filled by the mucilage. In the process of the mucilage elaboration, the Golgi bodies are evidently functioning according to the mechanism of the cisternal progression across the Golgi body from the cis-side where cisternae are formed toward the trans-side where they are fragmented into secretory vesicles. This mechanism is favored by the ultrastructural evidence and the first of all by the absence of the transport vesicles amongst the adjacent cisternae within the Golgi bodies. In the open pitchers, when nectar was being secreted, the number of the Golgi bodies was reduced and the secreted mucilage disappeared. The idea was suggested of the role of the mucilage in the sealing of the pitchers prior to their opening.

УДК 582.594.6 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 10

© Т. Н. Виноградова,[1] А. Н. Пегова[2]

ВАРЬИРОВАНИЕ ДОЛИ БЕЗЗАРОДЫШЕВЫХ СЕМЯН У НЕКОТОРЫХ БОРЕАЛЬНЫХ ОРХИДНЫХ НА ИНДИВИДУАЛЬНОМ И ПОПУЛЯЦИОННОМ УРОВНЯХ

T. N. VINOGRADOVA, A. N. PEGOVA. VARIATION OF EMBRYOLESS SEEDS SHARE IN SOME BOREAL ORCHIDS ON INDIVIDUAL AND POPULATION LEVELS

[1] Кафедра естественных наук Московской гимназии № 1567
Москва, Кутузовский проезд, 10
E-mail: tanya.vinogradova@nekto.ru
[2] Московский государственный университет, Биологический факультет
119899 Москва, Воробьевы горы
E-mail: Anna_Pegova@mail.ru
Поступила 10.03.2005
Окончательный вариант получен 13.03.2007

Доля беззародышевых семян в естественных популяциях резко различается у 4 изученных видов бореальных орхидных — *Corallorhiza trifida*, *Dactylorhiza incarnata*, *Calypso bulbosa*, *Cypripedium calceolus*. Проанализирована внутривидовая изменчивость этого признака. Рассмотрены методические аспекты сбора семян для анализа.
Ключевые слова: бореальные орхидные, семена, теста, зародыш, популяция, изменчивость.

Изучение семенной продуктивности — важная составляющая популяционных исследований растений. Данные об этом показателе у орхидных приводятся во множестве работ. Достаточно вспомнить исследование В. В. Назарова (1995). Однако до недавних пор исследователи не обращали внимание на тот факт, что некоторая (иногда достаточно значительная) часть семян орхидных не имеет зародыша. Только в исследовании Е. В. Андроновой (2003) было показано, что у изученного экземпляра *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s. l., культивированного в Ленинградской обл., в некоторых коробочках до 88 % семян не имели зародыша. Очевидно, что наши знания о семенной продуктивности видов в известной мере теряют свою ценность без знания о том, какая часть этих семян способна прорасти. Отсутствие зародыша в семени — признак, который чрезвычайно важно учитывать при оценке репродуктивной стратегии вида. Поэтому его исследование является, на наш взгляд, не только интересной, но и крайне важной задачей. Наши исследования *Corallorhiza trifida* Chatel. и *Dactylorhiza incarnata* Soó в естественных популяциях

(Виноградова, Пегова, 2002, 2003; Виноградова и др., 2003) также показали, что некоторая часть семян в плодах лишена зародыша, причем доля беззародышевых семян оказалась неодинаковой в разных коробочках одного растения, а пределы изменчивости этого признака — разными у 2 исследованных видов. Средние значения, полученные для 3 географически удаленных друг от друга популяций *D. incarnata*, также сильно различались. Все это наводило на мысль о географической изменчивости изучаемого признака (Виноградова и др., 2003). За последние 2 года нами был изучен дополнительный материал по указанным видам, позволяющий частично пересмотреть сделанные ранее выводы. Кроме того, были изучены семена еще 2 видов — *Calypso bulbosa* (L.) Oakes и *Cypripedium calceolus* L. В настоящей работе обобщены результаты изучения гетерогенности семян по признаку наличия или отсутствия зародыша у 4 видов орхидных — *Corallorhiza trifida*, *Dactylorhiza incarnata*, *Calypso bulbosa*, *Cypripedium calceolus.* Обсуждаются методы оценки данного признака на популяционном уровне.

Материал и методика

В работе были использованы семена, как специально собранные для этой работы, так и старых сборов, первоначально предназначенных для других целей, и поэтому собранных по иной методике.

Corallorhiza trifida. Материал был собран на Карельском побережье Белого моря, в окрестностях Беломорской биостанции МГУ (пос. Приморский) на широте Полярного круга (далее ББС МГУ) в 4 ценопопуляциях. Ценопопуляция 1 (далее ЦП 1) произрастала на окраине переходного мохово-осоково-злакового болота. Для исследования в конце августа—начале сентября 2002 г. было выбрано 15 растений, с каждого из которых брали 2—4 коробочки. Всего было собрано 39 коробочек с семенами. Для каждой коробочки при выборке 500—800 семян был подсчитан процент семян, не содержащих зародыша. Для сравнения были использованы образцы семян, взятые с растений, зафиксированных и хранящихся в 70%-м этаноле, собранных в разные годы в других ценопопуляциях близ ББС МГУ. Ценопопуляция 2 (ЦП 2) была найдена на олиготрофном сфагново-кустарничково-осоковом болоте в межгрядовом понижении (Виноградова, 1999). Здесь 14 VIII 1996 было собрано 20 коробочек с 5 экз. *C. trifida*, 23—25 VIII 1997 — 25 коробочек с 6 экз. *C. trifida*, 22 VII 1998 — 17 коробочек с 4 растений. Ценопопуляция 3 (ЦП 3) обнаружена на границе поселка биостанции — на старой гати, проложенной на влажном участке просеки в слабозаболоченном березняке. Это наиболее эвтрофное местообитание из четырех перечисленных. 22 VII 1998 здесь был взят и зафиксирован 1 крупный экземпляр с 5 генеративными побегами (всего 18 коробочек). Ценопопуляции 4 (ЦП 4) расположена в нижнем течении заболоченного ложа ручья к западу от биостанции (Виноградова, 1999). 26 VII 2000 здесь было зафиксировано 5 коробочек с 2 растений.

Кроме того, 4 VIII 2005 было собрано 32 плода с 16 растений, растущих на Петровской сопке, возвышающейся в центре Петропавловска-Камчатского. Во всех этих случаях подсчет доли семян, не имеющих зародышей, делали по смеси семян, полученных для каждого года и ценопопуляции.

Dactylorhiza incarnata. В окрестностях ББС МГУ единственная популяция этого вида находится на заболоченном ложе ручья, где растет вместе с *Drosera anglica* Huds., *Carex* ssp., *Menyanthes trifoliata* L. Среди мхов преобладает *Campylium stellatum* (Hedw.) C. Jens. С августа по сентябрь 2002 г. были собраны семена *D. incar-*

nata с 23 растений (по одной коробочке из нижней части соплодий с 20 растений и по 3 коробочки — из нижней, средней и верхней частей соплодий с 3 растений). Для сравнения была использована смесь семян

— из 20 коробочек с 20 разных растений *D. incarnata*, собранных в той же популяции 7 IX 2003 (семена из средней части соплодий);

— с 4 растений, собранных в 1999 г. в Республике Мордовия в Большеберезниковском р-не Саранской обл., в окрестностях д. Симкино (ключевое болото у подножия меловых холмов);

— с 3 растений, собранных там же 15 VIII 2001;

— смесь семян примерно с 20 растений, собранных в 2002 г. в Свердловской обл. в Сысертском р-не, в окрестностях оз. Багряк;

— смесь семян с 3 растений, взятых из популяции, произрастающей у пос. Пудость Ленинградской обл., и выращиваемых на грядке в Ботаническом саду БИН РАН (С.-Петербург), собранные в 2002 г.;

— семена с одного растения, привезенного в 1999 г. из той же популяции и выращиваемого на грядке в пос. Химик Рузского р-на Московской обл., собранные в сентябре 2002 г. (13 коробочек) и сентябре 2004 г. (смесь семян из 32 коробочек);

— семена, собранные 4—5 августа 2004 г. в Республике Хакасия, в Аскизском р-не: смесь семян из 16 коробочек (по 2 коробочки с растения из средней части соплодий) с 8 растений, росших на выпасаемом пойменном лугу по правому берегу р. Аскиз (популяция № 1) и смесь семян из 14 коробочек с 1 растения и 22 коробочек с 11 растений из средней части соплодий на сенокосном пойменном сыром лугу по левому берегу р. Аскиз (популяция № 2);

— смесь семян, собранных в 2004 г. с нескольких растений в окрестностях Аянского водохранилища (Крым).

Все семена были зафиксированы 70%-ным этанолом, благодаря чему зародыши в семенах были хорошо видны без просветления тесты.

Cypripedium calceolus. Материал был собран в районе ББС МГУ в 2003 г. Популяция занимает склон северной экспозиции. Часть ее расположена в сосняке с примесью ели, часть выходит на поросший кустарниками край заболоченного ложа ручья. Растения цветут в конце июня—начале июля. В верхней части склона, лучше освещенной и раньше прогреваемой, растения цветут примерно на неделю раньше. Раньше происходит и созревание семян. Плодообразование близ ББС у этого вида слабое и в некоторые годы не превышало 1—2 %, поэтому для сбора материала использовали как искусственно, так и естественно опыленные цветки (по 9 коробочек, полученных с помощью искусственного опыления, и по 1 — при естественном опылении для обеих частей популяции, всего 20 коробочек). Сборы фиксировали 70%-м этанолом. Семена из каждой коробочки анализировали отдельно.

Для сравнения использовали семена из 2 коробочек (естественное опыление) из той же популяции, собранные в 1996 г., зафиксированные 70%-м этанолом; смесь семян из 10 плодов, собранных с 3 клонов в 2002 г. в Свердловской обл., в Сысертском р-не; смесь семян из 10 плодов с растений, полученных из Владимирской обл. и культивируемых на грядке в Солнечногорском р-не Московской обл. под яблонями (искусственное опыление).

Calypso bulbosa. Материал был собран на побережье Белого моря (ББС МГУ) в сосновом лесу с примесью березы и ели. Растения этого вида, как правило, одноцветковые. Были использованы сборы 1995 и 2002 гг. (7 и 6 коробочек соответственно, зафиксированные в 70%-м этаноле). Семена из каждой коробочки анализировали отдельно. Кроме того, проанализирована смесь семян из 6 коробочек, собранных в 2004 г. на заросшей березовым подростом трассе ЛЭП.

Для всех видов учет пустых семян и семян, содержащих зародыши, проводили визуально под бинокуляром МБС-1 в камере Богорова (Богоров, 1927) в проходящем свете при 25-кратном увеличении. При этом старались по возможности просмотреть не менее 1000 семян (кроме образцов семян из основной выборки *C. trifida*, см. выше). Измерения семян (длина и ширина в наиболее широкой части) проводили с точностью до 0.01 мм. У *Corallorhiza trifida* измеряли по 30 семян из каждой коробочки. Поскольку у *Dactylorhiza incarnata* семена с зародышем в среднем несколько мельче беззародышевых семян, для каждого образца измеряли по 20 семян с зародышем и 20 семян без зародыша. По каждой выборке было получено среднее значение для длины, ширины и отношения длины к ширине. Для расчета среднего значения линейных размеров для беломорской популяции и подмосковного экземпляра брали по 5 семян из каждого образца. Доверительный интервал рассчитывали для доверительной вероятности 95 %.

Линейные размеры семян *Cypripedium calceolus*, собранных на ББС МГУ в 2003 г., и *Corallorhiza trifida*, собранных в 1997—2000 гг., не измеряли, так как они были собраны на стадии незрелых плодов. Согласно литературным данным (Arditti et al., 1980), семена, взятые из недозрелых коробочек, но уже обладающие зародышем нормального размера, могут иметь тесту практически вдвое более короткую, чем в полностью зрелых семенах.

Результаты и обсуждение

1. Варьирование доли беззародышевых семян. В отдельных коробочках процент семян, не имеющих зародыша, подсчитывали у *Corallorhiza trifida*, *Cypripedium calceolus*, *Calypso bulbosa* и *Dactylorhiza incarnata* из беломорских популяций и у одного растения *D. incarnata* (13 коробочек), культивируемого на грядке в Московской области.

Проведенное исследование не выявило зависимости процента беззародышевых семян от положения коробочки на генеративном побеге ни у *C. trifida*, ни у *D. incarnata*. Различия между коробочками одного и того же побега могут быть такой же величины, как и между коробочками разных растений.

У *Corallorhiza trifida* в ЦП 1 (табл. 1) подавляющее большинство изученных коробочек содержало от 0 до 3 % семян без зародышей и 8 коробочек — от 4 до 10 % беззародышевых семян. Только в 4 коробочках было больше 10 % таких семян, од-

ТАБЛИЦА 1

Средняя доля семян, не имеющих зародышей, у *Corallorhiza trifida*

Дата и место сбора	Общее число просмотренных семян	Семена без зародыша	Доля семян без зародыша (%)
29 VIII—2 IX 2002, ЦП 1, ББС МГУ	25997		3.8 ± 1.7
14 VIII 1996, ЦП 2, ББС МГУ	1091	31	2.8
23—25 VII 1997, ЦП 2, ББС МГУ	1120	34	3.0
22 VII 1998, ЦП 2, ББС МГУ	1049	24	2.3
22 VII 1998, ЦП 3, ББС МГУ	1033	13	1.3
26 VII 2000, ЦП 4, ББС МГУ	1042	22	2.1
4 VIII 2005, Петропавловск-Камчатский	1031	31	3.0

Примечание. ЦП — ценопопуляции.

нако ни в одной коробочке этот показатель не превышал 22 %. В среднем же процент беззародышевых семян, вычисленный для этих плодов, составил 3.76 ± 1.71, что не существенно отличается от результатов, полученных для этого вида по смесям семян для других сезонов и других популяций (табл. 1). Возможно, у этого самоопыляющегося вида доля беззародышевых семян зависит от условий обитания растений. Так, наименьший процент (1.3) оказался у растения, собранного на старой гати, где условия наиболее благоприятствовали питанию симбиотических грибов. Соцветия этого растения были намного (иногда вдвое) крупнее собранных в других местообитаниях, а растений с пятью генеративными побегами в олиго-мезотрофных местообитаниях в районе биостанции нам никогда не встречались.

У *Dactylorhiza incarnata* в 2002 г. от 5.5 до 97.2 % семян в отдельных коробочках, собранных на Белом море, и от 20.9 до 96.2 % семян в отдельных коробочках в Московской обл., были без зародышей. Средние значения доли беззародышевых семян для этого вида будут рассмотрены ниже.

У *Calypso bulbosa* смесь семян 2004 г. содержала 0.6 % беззародышевых семян. У *Cypripedium calceolus* встречаются побеги с 2 цветками, однако плод, как правило, завязывается только один. Как правило, в них было от 1.6 до 9.8 % семян без зародышей, и лишь одна коробочка содержала 23.1 % таких семян. Плоды, завязавшиеся в результате естественного опыления (4 из 22), не выделялись среди коробочек, полученных путем искусственного опыления. Процент беззародышевых семян, подсчитанный для смеси семян из Свердловской обл. (6.7 %) и смеси семян из Московской обл. (6.1 %), практически совпадает со средним значением, полученным для беломорской популяции (6.16 ± 2.1 %) (Виноградова, Пегова, 2007).

Таким образом, у 3 из 4 рассмотренных нами видов доля беззародышевых семян относительно невелика. У одного из этих видов (*C. trifida*), возможно самоопыление, о чем говорят детали морфологии цветка, тогда как два других (*C. bulbosa*, *C. calceolus*) являются перекрестноопыляемыми (Вахрамеева и др., 1991; Mosquin, 1970).

2. Варьирование доли беззародышевых семян у *D. incarnata* в разных частях ареала и в разные сезоны (табл. 2). Во всех образцах семян, собранных как в естественных популяциях, так и у культивируемых растений, был обнаружен достаточно высокий процент семян, не содержащих зародыш. Была высказана гипотеза о том, что доля беззародышевых семян неодинакова в разных частях ареала. Образцы, собранные в северной части ареала (побережье Белого моря), содержали заметно более высокий процент семян без зародыша, чем образцы, собранные в центральной части ареала (Республика Мордовия — 16.6 %). Сходный процент (хотя и несколько ниже, чем у беломорских растений) был получен у растений, культивированных в Ботаническом саду БИН РАН (СПб) (35.1 %) и у растений, произрастающих в Свердловской обл. (33.9 %). Что касается растения из мордовской популяции, культивированного отдельно (Московская обл.), то у него процент семян без зародыша наиболее высокий (60.09 ± 13.00 %), что было объяснено возможным несоответствием условий выращивания экологическому оптимуму (Виноградова и др., 2003).

Однако дальнейшие исследования заставили усомниться в том, что доля беззародышевых семян каким-либо образом зависит от географического района сбора. В течение 2003—2004 гг. были изучены семена этого же вида, полученные из тех же популяций (а иногда и с тех же растений), что и в предварительном исследовании (табл. 2). В 2003 г. в смеси семян беломорской популяции более 73 % семян не имели зародышей (против 42 % в 2002 г. в той же популяции). У растения, культивируемого на грядке в Подмосковье, в 2002 г. в среднем было около 60 % семян

ТАБЛИЦА 2

Характеристика семян *Dactylorhiza incarnata* из нескольких популяций в различные годы

Место сбора	Дата сбора	Число просмотренных семян	Доля семян без зародыша (%)	Длина семян, мм 1) с зародышем 2) без зародыша	Ширина семян, мм	Отношение длины к ширине
ББС	29 VIII—10 IX 2002	25732	40.4 ± 9.8	1) 0.56 ± 0.05	0.23 ± 0.02	2.65 ± 0.22
				2) 0.41 ± 0.02	0.13 ± 0.01	3.16 ± 0.19
	7 IX 2003	1910	73.2 ± 2.8	1) 0.57 ± 0.04	0.23 ± 0.01	2.54 ± 0.23
				2) 0.41 ± 0.04	0.12 ± 0.01	3.69 ± 0.33
Московская обл.	IX 2002	7022	60.1 ± 13.0	1) 0.56 ± 0.02	0.23 ± 0.01	2.54 ± 0.16
				2) 0.48 ± 0.02	0.13 ± 0.01	4.16 ± 0.36
	18 IX 2004	1979	19.7 ± 2.5	1) 0.69 ± 0.03	0.23 ± 0.01	3.01 ± 0.18
				2) 0.52 ± 0.03	0.14 ± 0.01	4.01 ± 0.41
Республика Мордовия	1999 г.	697	16.6 ± 2.3	1) 0.60 ± 0.09	0.23 ± 0.03	2.65 ± 0.40
				2) 0.37 ± 0.04	0.10 ± 0.01	4.03 ± 0.36
	15 VIII 2001	1920	39.4 ± 3.2	1) 0.62 ± 0.04	0.22 ± 0.01	2.83 ± 0.26
				2) 0.43 ± 0.03	0.12 ± 0.02	3.91 ± 0.56
СПб.	2002 г.	411	35.1 ± 3.1	1) 0.60 ± 0.01	0.24 ± 0.01	2.56 ± 0.96
				2) 0.42 ± 0.02	0.13 ± 0.02	3.53 ± 0.35
Свердловская обл.	2002 г.	1307	33.9 ± 3.1	1) 0.59 ± 0.05	0.23 ± 0.02	2.67 ± 0.22
				2) 0.43 ± 0.03	0.14 ± 0.02	3.15 ± 0.25
Республика Хакасия (популяция 1)	2004 г.	1158	46.8 ± 3.1	1) 0.61 ± 0.03	0.19 ± 0.02	3.17 ± 0.27
				2) 0.47 ± 0.03	0.13 ± 0.01	3.81 ± 0.49
Республика Хакасия (популяция 2)	2004 г.	2415	39.4 ± 3.2	1) 0.63 ± 0.03	0.21 ± 0.02	3.12 ± 0.36
				2) 0.49 ± 0.03	0.14 ± 0.01	3.71 ± 0.34
Крым	2004 г.	1050	4.4 ± 1.3	1) 0.65 ± 0.03	0.26 ± 0.02	2.6 ± 0.22
				2) 0.39 ± 0.04	0.11 ± 0.01	3.81 ± 0.52

без зародышей, тогда как в аналогичной выборке в 2004 г. доля беззародышевых семян была 19.7 %, т. е. втрое ниже. В 2 сходных смесях семян, полученных из Мордовии в 1999 и 2001 гг., без зародышей оказалось соответственно 16.6 и 39.4 % семян. Значения, полученные в один и тот же год для двух популяций, находящихся в окрестностях с. Казановка (Хакасия), незначительно отличаются друг от друга: в первом случае доля беззародышевых семян составила 46.8 %, во втором — 39.4 %.

Таким образом, доля беззародышевых семян у этого вида может существенно различаться как в отдельных коробочках одного растения или разных растений популяции, так и в среднем по популяции в разные годы. Как правило, в среднем по популяции приблизительно от 30 до 50 % семян этого вида не имеет зародышей. Зависимость этого показателя от географического района сбора, на наш взгляд, не выявляется, хотя этот вопрос нуждается в дальнейшем изучении. Любопытный образец был прислан нам Л. Л. Попковой из Крыма (4.4 % семян без зародышей), однако единичность этого образца не позволяет сделать вывод о случайности или закономерности столь резко отличающейся доли беззародышевых семян.

3. Размеры семян, индивидуальная и географическая изменчивость материнских растений по морфометрическим признакам семян. Зависимость размеров семян от наличия или отсутствия зародыша. Форма семян *C. trifida* вытянуто-грушевидная, часто слегка изогнутая. Размеры зародышей в зрелых семе-

нах этого вида составляют 0.12—0.17 × 0.1 мм. Случаев полиэмбрионии нами не отмечено. Длина семян варьирует от 0.33 до 0.88 мм, т. е. более чем в 2 раза; длина семян в разных коробочках колеблется от 0.42 ± 0.01 до 0.66 ± 0.03 мм. При этом длина семян из разных коробочек, собранных с 1 растения, часто отличается меньше, чем длина семян, собранных с разных растений. Ширина семян варьирует от 0.13 до 0.25 мм. Однако ее среднее значение (от 0.16 ±0.01 до 0.20 ± 0.01 мм) менее изменчиво. Отношение длины семени к ширине определяет его форму («широкое»—«узкое») и оказывается одним из параметров в индивидуальной изменчивости растений (Виноградова, Пегова, 2002, 2003). Хотя между длиной и шириной семени обнаруживается положительная корреляция, но она довольно слабая ($r = 0.43$). Полученные нами средние значения длины семян и отношения длины к ширине заметно меньше, чем приводимые для этого вида (Arditti et al., 1980). Согласно этим авторам длина и ширина семян, собранных в El Dorado Forest (Калифорния, США), составила 0.98 и 0.19 мм соответственно, а среднее отношение длины к ширине равнялось 5 : 1, т. е. эти семена имели значительно более вытянутую форму.

Различия в размерах и форме семян с зародышами и без них не выявлены.

Семена *Calypso bulbosa* сильно вытянутые, узкие, веретеновидные. Их длина варьирует от 0.50 до 1.13 мм (в среднем 0.8 ± 0.02 мм). Ширина семян варьировала от 0.10 до 0.15 мм (в среднем 0.11 ± 0.01 мм). Соотношение длины к ширине варьирует от 5 : 1 до 10 : 1 и составляет в среднем 7 ± 0.2. Значения средней длины семян, приводимые для образцов этого вида (Arditti et al., 1980; Arditti, Ghani, 2000), собранных в Humboldt County (Калифорния. США), практически те же (от 0.73 ± 0.007 до 0.8 ± 0.4 мм), однако семена американских образцов несколько шире (в среднем 0.15 ± 0.007 мм), и соответственно среднее отношение длины к ширине меньше (4.82).

Как и у *C. trifida*, семена в коробочках с разных растений *C. bulbosa* несколько различаются: в некоторых коробочках преобладают более крупные семена (длина в среднем 0.92 ± 0.05 мм), в других — более мелкие (длина в среднем 0.58 ± 0.03 мм), т. е. видна индивидуальная изменчивость материнских растений по этому признаку. Длина зародыша составляет в среднем 0.108 ± 0.001 мм, ширина — 0.067 ± 0.003 мм. Из 15 316 просмотренных семян 2 семени имели по 2 зародыша.

У *Cypripedium calceolus* длина семян варьирует от 0.63 до 1.25 мм (в среднем в коробочках от 0.80 ± 0.06 до 1.03 ± 0.05 мм), ширина — от 0.15 до 0.28 (в среднем 0.19 ± 0.01 до 0.21 ± 0.01 мм), а отношение длины к ширине — от 3 до 6.71 (в среднем от 4.20 ± 0.31 до 4.95 ± 0.43), что несколько меньше значений, приводимых для образцов, собранных на юго-западе США (Arditti et al., 1979). Из 24 360 семян, просмотренных нами, 22 семени имели по 2 зародыша.

У *Corallorhiza trifida*, *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus* немногочисленные семена без зародышей не выделялись среди остальных ни по линейным размерам, ни по форме, так что выявление таких семян только по морфометрическим параметрам представляется невозможным.

У *D. incarnata* картина несколько иная. Беззародышевые семена у этого вида несколько мельче, чем семена с зародышем (Виноградова и др., 2003). Так, у растения, интродуцированного из Республики Мордовия и культивируемого в Московской обл., средняя длина выполненных семян составила 0.56 ± 0.03 мм (от 0.35 до 0.78 мм), тогда как семена без зародышей от того же растения имели в среднем длину 0.48 ± 0.02 мм (от 0.28 до 0.65 мм). Показатель ширины семян варьировал гораздо заметнее и составил 0.23 ± 0.01 мм (от 0.18 до 0.35 мм) в семенах с зароды-

шем и 0.13 ± 0.01 мм (от 0.05 до 0.2 мм) в семенах без зародыша. Поэтому наиболее заметно различалось отношение длины к ширине: 2.54 ± 0.16 (от 1.2 до 3.7) у семян с зародышем и 4.16 ± 0.36 (от 1.8 до 8) у семян без зародыша. Очевидно, что средние значения, полученные для выборки из 20 случайных семян, оказываются зависимыми не только от индивидуальной изменчивости, но и от процента семян, не имеющих зародышей. Для выявления изменчивости необходимо сравнивать не средние значения, полученные в случайной выборке, а средние значения, полученные отдельно для каждой выборки выполненных семян (Виноградова и др., 2003).

Во всех исследованных нами образцах *D. incarnata* размеры выполненных семян с одного растения (а иногда даже из одной коробочки) варьируют от минимальных до максимальных, а форма — от веретеновидной и широкоовальной до удлиненно-грушевидной. Зародыш этого вида округлый или широкоовальный. Длина зародыша в среднем составляет 0.202 ± 0.004 мм, а ширина — 0.168 ± 0.002 мм. Как правило, в просмотренных образцах зародыши были приблизительно одного размера. Однако в образцах из Мордовии и Московской обл. 10—12 % зародышей были заметно меньше обычных (меньше 0.15 мм дл. и 0.1 мм шир.). В образцах из Хакасии в популяции 1 было около 20 % мелких зародышей, а в популяции 2 — 32 % мелких зародышей. Случаи полиэмбрионии единичны.

Анализ полученных данных и сравнение их с данными, полученными для крымской части ареала этого вида (Назаров, 1955), показывают, что в разных частях ареала — в юго-западной (Крым), в северо-западной (побережье Белого моря), центральной (Республика Мордовия) и восточной (Республика Хакасия) — линейные размеры семян практически не различаются (табл. 7). В Крыму длина семян составляет 0.54—0.80 мм (в среднем 0.67 ± 0.01 мм), а ширина — 0.19 ± 0.30 мм (в среднем 0.22 ± 0.01 мм). Для мордовской и беломорской популяций полученные нами минимальные длины выполненных семян (0.35 мм) ниже полученных В. В. Назаровым (1995) для Крыма. Однако в целом, на наш взгляд, географическая изменчивость линейных размеров семян этого вида незначительна.

4. Возможные подходы при исследовании явления беззародышевости семян у орхидных и перспективы дальнейших исследований. В практическом отношении наиболее важным представляется вопрос о том, насколько велико число семян, не имеющих зародыша, в природных популяциях в целом, т. е. в той смеси семян, которая рассеивается популяцией. Встает вопрос о выборе оптимальных методик такой оценки. Для оценки на уровне популяций и для сравнения разных популяций из разных частей ареала, а также варьирования доли беззародышевых семян в популяциях по годам существует два возможных подхода: 1) подсчет числа семян в отдельных случайно выбранных плодах со случайно выбранных растений и затем получение среднего значения, 2) изготовление смеси семян из этих коробочек и затем подсчет числа беззародышевых семян в ряде выборок из этой смеси. Оба этих подхода будут в той или иной мере отражать действительное положение вещей только в том случае, если нет зависимости числа беззародышевых семян от положения коробочки на генеративном побеге от числа семян в коробочке (т. е. от ее размеров, так как, по данным Назарова (1995), эти показатели коррелируют) и если растения с разным средним (для растения) процентом равномерно распределены по популяции. Причем подсчет по смеси семян будет точнее отражать ситуацию в популяции, так как первый способ не позволит учесть тот факт, что число семян в плодах может сильно варьировать.

Для того чтобы решить, сколько плодов конкретного вида необходимо взять для оценки ситуации в популяции, важно знать пределы варьирования доли беззаро-

дышевых семян в отдельных плодах. По нашему мнению, для *D. incarnata*, у которой наивысшие значения признака превышают 90 %, а средние — составляют 16—19 %, имеет смысл анализировать смесь семян, полученную не менее чем из 50—100 плодов. Для многих популяций этого вида сбор такого числа коробочек вполне возможен.

У *C. trifida*, *C. bulbosa* и *C. calceolus* доля беззародышевых семян в коробочках, как правило, не превышает 10 %, а среднее — 6 %. Учитывая относительно небольшое число плодов на генеративных побегах (у *C. trifida* в нашем материале обычно 3—6 и не более 11; у двух других видов — один плод) и зачастую небольшое число генеративных растений в ценопопуляции, сбор большого числа плодов часто нежелателен. Исходя из этого, можно рекомендовать для этих двух видов анализ по 10—30 плодам. У *C. calceolus* даже и такое число плодов во многих случаях удается получить, лишь используя искусственное опыление.

Настоящая работа является лишь первой попыткой обобщения накопившегося материала. Механизмы и причины возникновения беззародышевых семян, а также пределы, в которых варьирует доля беззародышевых семян большинства видов, остаются неизученными. Крайне необходимы дальнейшие исследования этого явления на всех возможных уровнях.

Благодарности

Авторы выражают благодарность П. В. Куликову и Е. Г. Филиппову (Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН), Т. Коноваловой (Москва, ГБС РАН) и Е. В. Андроновой (СПб, БИН РАН); Л. Л. Попковой (Государственный Никитский ботанический сад УААН, Крым) за помощь в сборе материала; В. Р. Филину (Москва, Биофак МГУ) за помощь при определении мохообразных, а также А. И. Осипьянцу, П. В. Пугачевой и А. С. Савченко (выпуск биокласса Московской гимназии № 1567 2003 г.) за помощь в измерении семян.

Исследование поддержано Фондом Дж. Д. и К. Т. Макартуров (проект № 04-81313-00GSS).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андронова Е. В. Прорастание семян *Dactylorhiza maculata* s. l. (*Orchidaceae*) *in situ* // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 5. С. 64—72.

Богоров В. Г. К методике обработки планктона (новая камера для обработки зоопланктона) // Русск. гидробиол. журн. 1927. Т. 6. Вып. 8—10. С. 193—198.

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В., Никитина С. В., Самсонов С. К. Орхидеи нашей страны. М., 1991. 224 с.

Виноградова Т. Н. Морфология и биология некоторых бореальных орхидных (*Orchidaceae* Juss.) на ранних стадиях их развития: Дисс. ... канд. биол. наук. М., 1999. 200 с.

Виноградова Т. Н., Пегова А. Н. Гетероспермия у орхидных (*Orchidaceae*) на примере *Corallorhiza trifida* Chatel. // Тез. докл. II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений, СПб., 14—18 октября 2002 года. СПб., 2002. С. 132.

Виноградова Т. Н., Пегова А. Н. Изучение семенной продуктивности и гетерогенности семян *Corallorhiza trifida* Chatel. (*Orchidacea*) // Тр. Беломорск. биол. станции им. Н. А. Перцова. М., 2003. Т. 9. С. 36—40.

Виноградова Т. Н., Пегова А. Н., Осипьянц А. И. и др. Потенциальная всхожесть, индивидуальная и географическая изменчивость семян Пальчатокоренника мясо-красного — *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó // Биол. вестн. 2003. Т. 7. № 1—2. С. 64—66.

Виноградова Т. Н., Пегова А. Н. Характеристики семян в природных популяциях двух бореальных орхидных // Вестн. Тверского гос. ун-та. 2007. Т. 7 (35): Сер. Биол. экол. Вып. 3. С. 95—100.

Назаров В. В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: Дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 1995.

Arditti J., Michaud J., D., Healey P. L. Morphometry of orchid seeds. I. *Paphiopedilum* and native California and related species of *Cypripedium* // Amer. J. Bot. 1979. Vol. 66. N 10. P. 1128—1137.

Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L. Morphometry of orchid seeds. II. Native California and related species of *Calypso*, *Cephalanthera*, *Corallorhiza* and *Epipactis* // Amer. J. Bot. 1980. Vol. 67. N 3. P. 347—360.

Arditti J., Ghani K. A. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications // New Phytol. 2000. Vol. 145. P. 367—421.

Mosquin T. The reproductive biology of *Calypso bulbosa* // Can. Field. Natur. 1970. Vol. 84. P. 291—296.

SUMMARY

The results of investigation of seed heterogeneity of some orchid species, namely *Corallorhiza trifida* Chatel., *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, *Cypripedium calceolus* L., are presented. Some of the seeds of all studied species contain no embryos. The share of embryoless seeds in individual capsules depends neither on the position of the capsules on the peduncle nor on the plant the capsules were taken from (i. e. capsules with a very large and a very small share of embryoless seeds can be found on the same plant). The share of the embryoless seeds in *Corallorhiza trifida* is about 1.3 to 3 percent in the average, in *Cypripedium calceolus* 5.2—6.7 %, in *Calypso bulbosa* 0.6—1.5 %. The average share of embryoless seeds in *Dactylorhiza incarnata* is from 16.6 to 73.2 percent. We could not trace any dependence of this index on the area of collection, though this problem needs further investigation. If a large number of fruits is available it is possible to estimate the average share of embryoless seeds using seed mixture from different capsules.

УДК 581.12 : 582.29 Бот. журн., 2007 г., т. 92. № 10

© **И. А. Шапиро**

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ДЫХАНИЕ НЕКОТОРЫХ ЛИШАЙНИКОВ, СОДЕРЖАЩИХ ЗЕЛЕНЫЙ ИЛИ ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНЫЙ ФОТОБИОНТ

I. A. SHAPIRO. EFFECTS OF TEMPERATURE ON RESPIRATION OF SOME LICHENS CONTAINING GREEN ALGAL OR CYANOBACTERIAL PHOTOBIONT

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
(812) 234-45-12
E-mail: iashapiro@yandex.ru
Поступила 14.11.2006
Окончательный вариант 12.04.2007

Изучалась интенсивность дыхания лишайника *Cladonia stellaris*, содержащего зеленый фотобионт, и трехкомпонентного вида *Peltigera aphthosa* из Ленинградской обл., а также цианобионтного лишайника *Peltigera rufescens* из Татарстана. Лишайники, которые собирали в Ленинградской обл. ежемесячно с апреля по ноябрь 2003 г., имели наивысшую дыхательную способность ранней весной. Показана зависимость дыхательной активности от температуры. Обсуждаются причины различий между лишайниками с зеленым и цианобактериальным фотобионтами по интенсивности дыхания.
Ключевые слова: дыхание, *Cladonia*, *Peltigera*, температура.

Дыхание занимает центральное положение в обменных процессах всех организмов как источник энергии и интермедиатов, необходимых для жизнедеятельности клеток.

В классических исследованиях лишайникового газообмена O. L. Lange и его сотрудники уделяли главное внимание фотосинтезу, касаясь дыхания в основном для сравнения чувствительности этих процессов к степени увлажнения и темпе-

ратуре (Lange, Kappen, 1972; Lange et al., 1997; Nash et al., 1990). T. G. A. Green и O. L. Lange (1994) отмечали, что отношение суммы скоростей фотосинтеза и дыхания к скорости дыхания у лишайников при оптимальном увлажнении составляет от 2 до 4, в то время как у листьев высших растений оно обычно равно 10—20. Это связано с тем, что в процессе фотосинтеза участвует лишь автотрофный фотобионт, составляющий не более 10 % массы таллома, а основное дыхание осуществляется гетеротрофным микобионтом.

По мнению K. A. Kershaw (1985), требуется более активное исследование влияния экологических факторов на скорость дыхания, особенно в тех условиях, при которых усиленное дыхание может приводить к потере биомассы. Большинство работ школы Lange посвящено пустынным, арктическим и антарктическим видам лишайников, испытывающим экстремальные воздействия окружающей среды.

Целью настоящей работы было изучение интенсивности дыхания у лишайников умеренного климата. При этом была поставлена задача определить неизвестные до сих пор сезонные колебания дыхательной способности у 2 видов из Ленинградской обл., а также выяснить динамику дыхания у хлоро- и цианобионтного лишайников при изменении температуры.

Материал и методика

Объектами исследования были лишайники *Cladonia stellaris* (Opiz) Brodo с зеленой водорослью *Trebouxia* в качестве фотобионта, *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., содержащий зеленый фотобионт *Pseudococcomyxa* в талломе и цианобактерию *Nostoc* в цефалодиях, и цианобактериальный лишайник *Peltigera rufescens* (Weis) Humb. *C. stellaris* и *P. aphthosa* собирали в 2003 г. ежемесячно с апреля по ноябрь в смешанном лесу пос. Гаврилово Ленинградской обл. Розетка *P. rufescens* размером 28 × 25 см была собрана в мае 2003 г. на замшелой липе в смешанном лесу в Сурнарском лесничестве Арского р-на Татарстана.

Талломы лишайников, тщательно перемешанные для усреднения, очищенные и промытые водопроводной водой, хранили в бумажных пакетах в воздушно-сухом состоянии. При определении сезонной динамики дыхания срок хранения составлял от нескольких дней до 1 мес, для изучения температурной зависимости дыхания использовали лишайники, хранившиеся до 11 мес. Перед опытом талломы помещали в чашки Петри с дистиллированной водой и выдерживали 1 ч при температуре 12—14 °C, поскольку наши многолетние исследования показали, что такие условия способствуют выведению лишайника из состояния анабиоза и вместе с тем препятствуют разложению слоевища.

Интенсивность дыхания измеряли манометрическим методом (Semikhatova et al., 1971) в аппарате Варбурга V-166 (Германия) и выражали в мкл кислорода в 1 ч на 1 г абсолютно сухой массы. Данные обработаны статистически и представляют собой средние величины из 3—4 биологических повторностей с учетом стандартной ошибки. На графиках указаны доверительные уровни критерия Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Изучали влияние возраста таллома на дыхательную способность при температуре 25 °C. С этой целью у *P. aphthosa* выделяли молодые краевые и средние части лопастей шириной 2 см. У *C. stellaris* использовали верхние и средние части подециев, также 2 см дл. На рис. 1 и 2 хорошо видно, что молодые части талломов

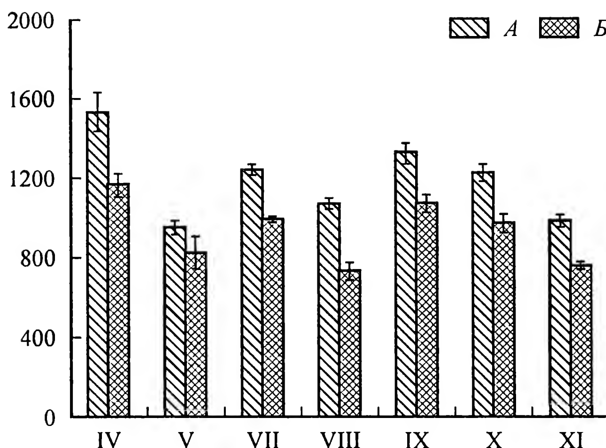


Рис. 1. Сезонные колебания дыхательной способности у *Peltigera aphthosa* и влияние возраста таллома. По оси абсцисс — месяцы 2003 г., по оси ординат — дыхательная способность, мкл O_2/ч/г сух. массы. *А* — молодые части таллома, *Б* — средние части таллома; n = 3—4, p = 0.05.

обоих лишайников в течение всего сезона дышали более активно, чем участки среднего возраста.

Сравнение диаграмм на рис. 1 и 2 показывает, что интенсивность дыхания пельтигеры, равная 750—1530 мкл O_2/ч/г сух. массы, существенно превышает дыхательную активность кладонии, составляющую 250—1050 мкл O_2.

На рис. 1 и 2 отражены также сезонные колебания дыхания *P. aphthosa* и *C. stellaris*. Поскольку измерения в аппарате Варбурга проводили при постоянной температуре 25 °С, данные этого опыта отражают последействие климатических условий на дыхание. Самый высокий уровень поглощения O_2 наблюдался у образцов обоих видов, собранных в конце апреля, когда таяние снега в лесу еще не закончилось и температура составляла около 3 °С. Далее, с мая по ноябрь дыхание колебалось, следуя за изменениями влажности и температуры окружающей среды.

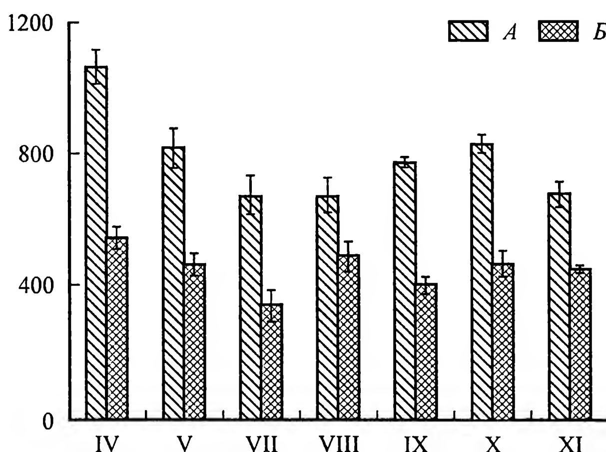


Рис. 2. Сезонные колебания дыхательной способности у *Caladonia stellaris* и влияние возраста таллома. По оси абсцисс — месяцы 2003 г., по оси ординат — дыхательная способность, мкл O_2/ч/г сух. массы. *А* — верхние части подециев, *Б* — средние части подециев; n = 3—4, p = 0.05.

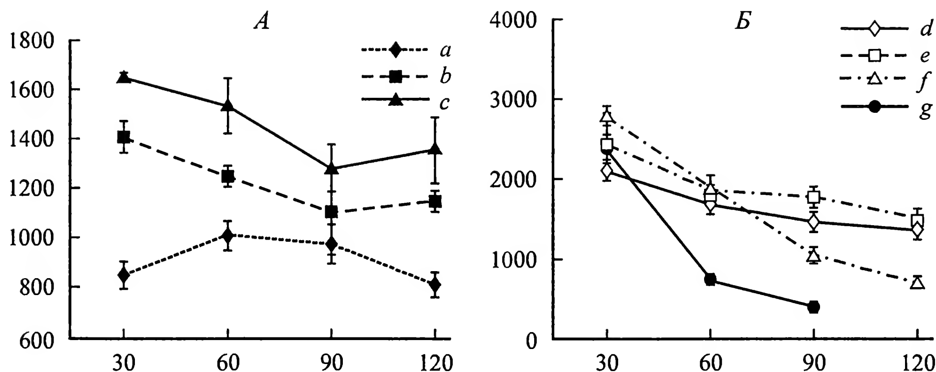


Рис. 3. Динамика дыхания у *Peltigera rufescens* при различной температуре.

По осям абсцисс — длительность опыта, мин, по осям ординат — интенсивность дыхания, мкл O_2/ч/г сух. массы. *А*: *а* — 20°, b — 25°, с — 30°; *Б*: *d* — 35°, *е* — 40°, *f* — 45°, *g* — 50 °С; n = 3—4, p = 0.01.

Динамика дыхания при различной температуре была измерена у *P. rufescens* из Татарстана и у *C. stellaris* из Ленинградской обл. Кривые на рис. 3 показывают, что активность дыхания у пельтигеры повышалась с подъемом температуры от 20 до 30 °С и оставалась почти постоянной в течение 2 ч. Начиная с 35 и до 50 °С в первые полчаса регистрировался высокий уровень дыхания, который затем снижался, причем более высокие температуры вызывали более резкое падение дыхательной активности. Аналогично менялась скорость дыхания у кладонии.

На рис. 4 показано изменение дыхательной активности у *C. stellaris* при повышении температуры. Из графика видно, что в первые 30 мин дыхание усиливалось пропорционально повышению температуры от 20 до 30 °С. Коэффициент Вант-Гоффа Q_{10} в этом промежутке составил 2.4. Оптимум дыхательной активности наблюдался при температуре от 30 до 40 °С, после чего произошло падение активности, причем 50%-е снижение от оптимума наступило при 47 °С.

В конце второго часа характер температурной кривой сохранился, хотя дыхание было слабее, чем в начале опыта. Q_{10} между 20 и 30 °С оказался равным 2, падение дыхательной активности началось уже при 35 °С, а 50%-е снижение по сравнению с оптимумом наступило при 45 °С.

Отмеченное нами усиленное дыхание в молодых участках лишайниковых талломов подтверждается данными других исследователей. T. H. Nash III с соавт.

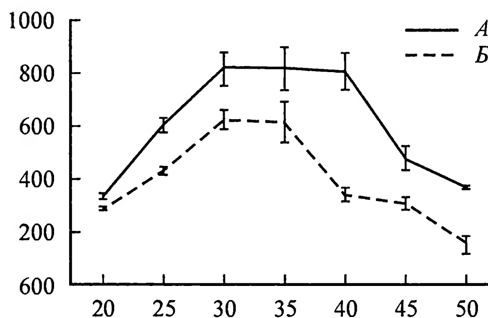


Рис. 4. Динамика дыхания у *Cladonia stellaris* при различной температуре.

По оси абсцисс — температура, °С, по оси ординат — интенсивность дыхания, мкл O_2/ч/г сух. массы. *А* — через 30 мин, *Б* — через 2 ч после начала опыта; n = 3—4, p = 0.01.

(1980) на лишайниках *C. stellaris*, *C. rangiferina* (L.) Wigg и *Parmelia separata* Th. Fr. также обнаружили самые высокие скорости фотосинтеза и дыхания в молодых активно растущих частях талломов. Об усилении дыхания в период роста говорит и то, что Kershaw и его коллеги (1983), изучая электрофоретические особенности *C. stellaris*, нашли в верхушках подециев наибольшее количество изозимов фермента цикла Кребса малатдегидрогеназы. Высокая интенсивность дыхания в молодых растущих частях лишайников определяется запросами метаболизма на энергию и интермедиаты (Семихатова, Чиркова, 2001).

Более высокие скорости дыхания, найденные нами у *Peltigera aphthosa* по сравнению с *Cladonia stellaris*, объясняются тем, что лишайники сем. *Peltigeraceae*, обладая цианобионтом *Nostoc*, способны к фиксации атмосферного азота и гораздо богаче азотистыми веществами, чем многие другие виды. Усиленный азотный обмен требует большего количества углеродных предшественников, поставляемых в процессе дыхания, а также энергии для синтеза белка. Известную роль играет и водный режим этих видов. Если у кустистого лишайника кладонии насыщение водой лежит в пределах 120—200 % от сухой массы, то в толстом листоватом слоевище пельтигеры оно достигает 250—400 % (Rundel, 1988). Анатомическое строение таллома у пельтигеры также способствует более медленной отдаче воды, чем у кладонии. Lange и Green (2004) нашли, что *Squamarina lentigera* (Weber) Poelt была метаболически активна в течение 50.5 % времени целого года, в то время как *Peltigera rufescens* метаболизировала в течение 53.6 % времени в году, в том же местообитании. Эту более длительную активность пельтигеры авторы связывают с большей водоудерживающей способностью ее таллома.

Наивысшая дыхательная способность, обнаруженная нами у *Peltigera aphthosa* и *Cladonia stellaris* в апреле, сравнима с данными D. C. Smith (1961) для *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm. Он объяснил оптимальную метаболическую активность этого лишайника, наблюдавшуюся поздней зимой и ранней весной, почти постоянным увлажнением талломов и отсутствием затенения. Lange (2002) обнаружил адаптацию дыхательной способности к низким температурам у *Lecanora muralis* (Shreber) Rabenh. из Германии. Субарктические лишайники *Nephroma arcticum* (L.) Torss., *Solorina crocea* (L.) Ach. и *Umbilicaria wellea* (L.) Ach. имели пик дыхательной активности при очень низких температурах — от минус 10 до 0 °C (Kallio, Heinonen, 1971).

Что же касается незначительных изменений дыхательной способности в течение лета, найденных нами в условиях опыта при постоянной температуре у пельтигеры и кладонии, то и Kershaw (1977) отмечал постоянство интенсивности дыхания у *P. canina* (L.) Willd. var. *praetextata* (Flörke) Hue и у *P. polydactyla* при сезонных изменениях температуры от 5 до 35 °C и разных уровнях влажности. В то же время интенсивность фотосинтеза сильно зависела от температуры и увлажнения.

Эколого-физиологические исследования широкого круга высших растений показали, что для многих видов интенсивность дыхания генетически обусловлена и изменяется только под влиянием специфических условий произрастания (Семихатова, 2002). У цветковых растений коэффициент Вант-Гоффа Q_{10} обычно равен 2—3 в интервале температур от 0 до 20 °C. У лишайника *Cladonia stellaris* дыхательная активность увеличивалась при повышении температуры от 20 до 30 °C, причем Q_{10} был равен 2.4 в первые полчаса и 2.0 в конце второго часа. Оптимальная дыхательная активность у этого лишайника сохранялась в интервале от 30 до 40 °C через 30 мин после начала опыта и от 30 до 35 °C в конце второго часа, после чего начинала снижаться. Падение дыхания на 50 % от оптимума происходило у обоих

видов при температуре 45—47 °С. Причиной падения интенсивности дыхания при высокой температуре может быть исчерпание дыхательных субстратов, изменение состояния липидов и деформация мембран, постепенное снижение активности ряда дыхательных ферментов (Семихатова, Чиркова, 2001).

Таким образом, полученные данные показывают, что дыхание исследованных видов лишайников активно происходит в широком диапазоне температур. При условии достаточного увлажнения интенсивное поглощение кислорода может протекать и при температурах, близких к нулю, ранней весной и поздней осенью, и при 30—35 °С, что нередко бывает летом в приземном слое воздуха в бореальной зоне.

Представляет также интерес показанное в работе сходство температурной зависимости дыхания у лишайников и цветковых растений.

Благодарности

Автор благодарен Н. С. Мамушиной и О. А. Семихатовой за обсуждение полученных результатов.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48288).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Семихатова О. А. О таксономических величинах интенсивности темнового дыхания листьев растений // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 12. С. 29—34.

Семихатова О. А., *Чиркова Т. В.* Физиология дыхания растений. СПб., 2001. 220 с.

Green T. G. A., *Lange O. L.* Photosynthesis in poikilohydric plants: a comparison of lichens and bryophytes // In: Ecophysiology of photosynthesis (E.-D. Schulze and M. C. Caldwell, eds). 1994. Vol. 100. P. 319—341.

Kallio P., *Heinonen S.* Influence of short-term low temperature on net photosynthesis in some subarctic lichens // Rep. Kevo Subarctic Res. St. Turku, 1971. Vol. 8. P. 63—72.

Kershaw K. A. Physiological-environmental interactions in lichens. II. The pattern of net photosynthetic acclimation in *Peltigera canina* (L.) Willd. var. *paetextata* (Florke in Somm.) Hue, and *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm. // New Phytol. 1977. Vol. 79. N 2. P. 377—390.

Kershaw K. A. Physiological ecology of lichens. Cambridge Univ. Press. 1985. 292 p.

Kershaw K. A., *MacFarlane J. D.*, *Webber M. R.* et al. Phenotypic differences in the seasonal pattern of net photosynthesis in *Cladonia stellaris* // Canad. J. Bot. 1983. Vol. 61. N 8. P. 2169—2180.

Lange O. L. Photosynthetic productivity of the epilithic lichen *Lecanora muralis*: long-term field monitoring of CO_2 exchange and its physiological interpretation. I. Dependence of photosynthesis on water content, light, temperature, and CO_2 concentration from laboratory measurements // Flora. 2002. Bd 197. Hf 2. S. 233—249.

Lange O. L., *Kappen L.* Photosynthesis of lichens from Antarctica // Antarctic Terrestrial Biology. 1972. P. 83—59.

Lange O. L., *Geiger L. L.*, *Schulze E.-D.* Ecophysiological investigations on lichens of the Negev Desert. V. A model to simulate net photosynthesis and respiration of *Ramalina maciformis* // Oecologia. 1977. Vol. 28. N 2. P. 247—259.

Lange O. L., *Green T. G. A.* Photosynthetic performance of the squamulose soil-crust lichen *Squamarina lentigera*: laboratory measurements and long-term monitoring of CO_2 exchange in the field // Contributions to Lichenology. Festschrift to Honour of Hannes Hertel. P. Döbbeler, G. Rambold (eds): Bibliot. Lichenol. 2004. Vol. 88. P. 363—390.

Nash III T. H., *Moser T. J.*, *Link S. O.* Nonrandom variation of gas exchange within arctic lichens // Canad. J. Bot. 1980. Vol. 58. N 10. P. 1181—1186.

Nash III T. N., *Reiner A.*, *Demmig-Adams B.* et al. The effect of atmospheric dessiccation and osmotic water stress on photosynthesis and dark respiration of lichens // New Phytol. 1990. Vol. 116. P. 269—276.

Rundel P. W. Water relation // In: Handbook of Lichenology (M. Galun, ed.). CRC Press. Boca Raton FL. 1988. Vol. 2. P. 17—36.

Semikhatova O. A., Chulanovskaya M. V., Metzner H. Manometric method of plant photosynthesis determination / Plant Photosynthetic Production. Manual of Methods (Z. Sestak, J. Catsky and P. Y. Jarvis, eds). The Hague: 1971. P. 238—256.

Smith D. C. The physiology of *Peltigera polydactyla* (Neck.) Hoffm. // Lichenologist. 1961. Vol. 1. N 5. P. 209—226.

SUMMARY

Respiratory intensity in *Cladonia stellaris* and *Peltigera aphtosa* from the St. Petersburg Region and *Peltigera rufescens* from Tatarstan was measured. The highest activity of respiration in lichens gathered near St. Petersburg monthly from April to November 2003, has been recorded in early spring. The temperature dependence of respiration activity was demonstrated. The causes of different respiratory intensity in lichens containing green algal or cyanobacterial photobiont are discussed.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.998.4

© Е. М. Антипова

НОВОЕ НАЗВАНИЕ ДЛЯ ВИДА *CORYDALIS POPOVII* ANTIPOVA (*FUMARIACEAE*)

E. M. ANTIPOVA. THE NEW NAME FOR THE SPECIES *CORYDALIS POPOVII* ANTIPOVA (*FUMARIACEAE*)

Красноярский государственный педагогический университет им. В. П. Астафьева, кафедра ботаники
660049 Красноярск, ул. А. Лебедевой, 89
E-mail: antipova@kspu.ru
Поступила 16.03.2004
Окончательный вариант получен 08.12.2004

Дано новое название — *Corydalis subjenisseensis* Antipova для вида, распространенного на юге Красноярского края (Средняя Сибирь) и описанного под незаконным названием *C. popovii* Antipova.
Ключевые слова: новое название, *Corydalis*, Красноярский край, Средняя Сибирь.

Ботаниками давно отмечалась нетипичность приенисейских растений *Corydalis bulbosa* (L.) DC.[1] (*C. halleri* (Willd.) Willd., *C. solida* (L.) Clairv.): по внешнему облику и характеру листьев они напоминают *C. remota* Fisch. ex Maxim., по форме коробочки — *C. bulbosa*. П. Н. Крыловым и Е. И. Штейнберг (1918) они были отнесены к *C. remota*. В обработке рода *Corydalis* DC. во «Флоре СССР» (1937) М. Г. Попов определил приенисейские растения как *C. halleri*, но отметил их отличия от европейских растений этого вида и большое сходство с дальневосточной *C. remota*. Енисейские растения он рассматривал в качестве разновидности *C. halleri* var. *subremota* M. Pop. (Попов, 1937, 1957), которая была принята и Л. М. Черепниным во «Флоре южной части Красноярского края» (1961). Г. А. Пешкова во «Флоре Сибири» (1994) повысила ранг описанного Поповым таксона до подвида, сделав комбинацию *C. solida* subsp. *subremota* (M. Pop.) Peschkova. Работая над конспектом флоры северных лесостепей Средней Сибири и выверяя номенклатуру всех видов (Антипова, 2003), мы обратили внимание на то, что название *C. halleri* var. *subremota* M. Pop. не является действительно обнародованным, так как при описании этой разновидности нет латинского диагноза. Недействительно обнародована и комбинация Пешковой, как основанная на невалидном базиониме. Кроме того, в ходе анализа была отмечена устойчивая совокупность нескольких морфологических признаков приенисейских хохлаток (см. таблицу), не позволяющая отнести их ни к *C. bulbosa*, ни к *C. remota* (см. рисунок). Экологическая приуроченность и резко изолированный ареал (с *C. remota* разрыв ареала приходится на Восточную, с *C. bulbosa* — на Западную Сибирь) дали нам дополнительные основания описать рассматриваемые растения в качестве нового вида под названием *C. popovii* Antipova (2003) в честь выдающегося ботаника М. Г. Попова, впервые отметившего

[1] Номенклатура видов дана по сводке С. К. Черепанова (1995).

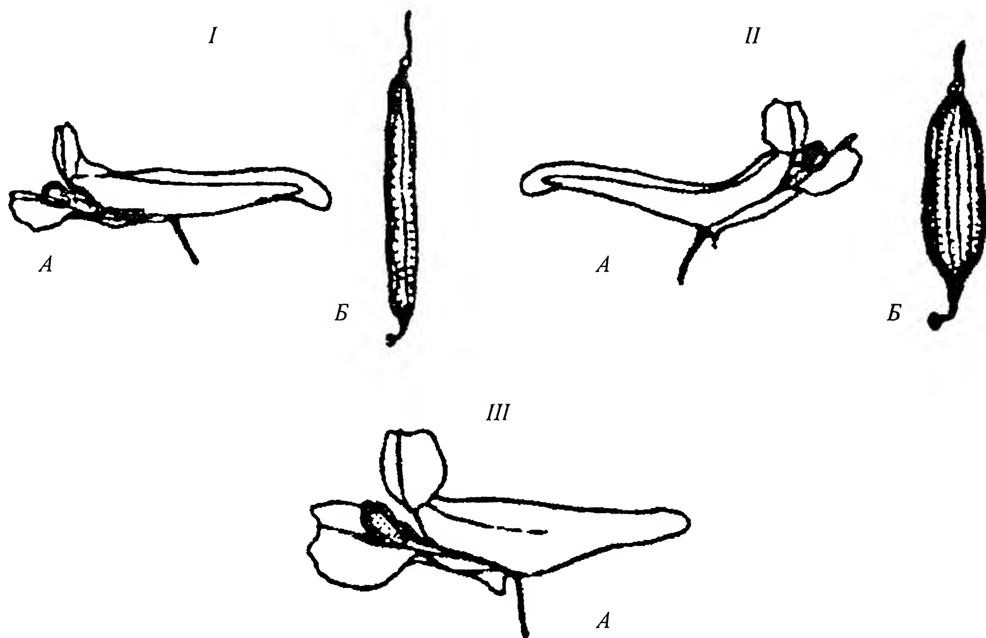
Морфологические признаки генеративных органов представителей рода *Corydalis*

Признаки	Виды		
	C. bulbosa (L.) DC.	*C. subjenisseensis* Antipova	*C. remota* Fisch. ex Maxim.
Отгиб наружных лепестков	Почти округлый, цельнокрайный, реже волнисто-зубчатый, на верхушке глубоко выемчатый, на дне выемки без зубца	Сердцевидно-округлый, эллиптический или яйцевидный, по краю цельный, реже слегка волнистый, на верхушке с неглубокой, узкой выемкой, на дне которой имеется явственный шипик	Овальный, по краю зубчато-волнистый, на верхушке с довольно широкой выемкой, на дне которой имеется остроконечие
Нижний лепесток цветка	С хорошо развитым, явственно заметным бугорком при основании	Со слабо развитым, но хорошо заметным бугорком у основания	Без бугорка у основания
Шпорец	Почти прямой (реже слегка дуговидно вниз согнутый), тупой, равный лепесткам или слегка длиннее их, среднетолстый	Слегка дуговидно вниз согнутый, тупой, как правило, чуть длиннее лепестков (редко равный им), тонковатый	Прямой или слегка вниз загнутый, тупой, чуть длиннее лепестков, тонковатый
Коробочка	Овальная, поникающая или отклоненная, 10—13 мм дл., 3—4 мм шир.	Продолговатая, отклоненная или слегка поникающая, 8—18 мм дл., 2—3 мм шир., четкообразная	Линейная, верхняя прямостоячая, нижняя — отклоненная, 15—25 мм дл., 2—3 мм шир., бугорчатая от выступающих семян
Семена	2 мм в диам., черные блестящие, без точечности, карункула узко-лентовидная, пленчатая, отстоящая	1.5—1.8 мм в диам., черные, блестящие, карункула лепестковидная, пленчатая, отстоящая	1.5 мм красновато-черные, блестящие, карункула мешковидная, пленчатая, отстоящая

отличия приенисейских растений *Corydalis*. Позднее, однако, выяснилось, что использовать это название для среднесибирского растения не представляется возможным, поскольку ранее под таким же названием С. А. Невским была опубликована хохлатка из Средней Азии (*C. popovii* Nevski in Schedae ad Herb. Fl. As. Med. Fasc. XXI—XXIII (1934) 87). Поэтому ниже мы публикуем для *C. popovii* Antipova новое название. В связи с тем, что описание вида под незаконным названием *C. popovii* Antipova было приведено в малодоступной работе (Антипова, 2003), мы считаем целесообразным привести его и в настоящей статье под новым названием *C. subjenisseensis* Antipova.

Corydalis subjenisseensis Antipova nom. nov. — *C. popovii* Antipova, 2003, Фл. сев. лесостеп. Средн. Сиб.: 76, nom. illeg., non Nevski, 1934. — *C. halleri* (Willd.) Willd. var. *subremota* M. Pop., 1937, во Фл. СССР, 7 : 672, nom. inval., descr. ross.; М. Поп., 1957, во Фл. Сред. Сиб. 1 : 506, nom inval; Черепнин, 1961, во Фл. южн. части Красноярск. края, 3 : 202, nom. inval. — *C. solida* (L.) Clairv subsp. *subremota* (M. Pop.) Peschkova, 1994, во Фл. Сиб. 7 : 41, comb. inval. — *C. solida* auct. non (L.) Clairv.: Гудошников, 1975, во Фл. Красноярск. края 5, 4 : 7.

Tuber sphaericum, 6—20 mm in diam., supra subdepressum, quotannis renovatum, compactum. Radices in polo inferiore tuberis evolvunt. Caulis 7—34 cm altus, promore simplex, a tubere in distantia 1.5—6 cm, unifoliatus (in parte inferiore), folio squamiformi, 1—2 cm lg. Folia pro more 2, in parte media caulis, petiolo 1—7 cm fulta. Laminae foliorum latae, 2—3 — ternato-partitae, 3—9 cm lg., 3.5—12 cm lt; segmenta primaria



Corydalis remota (*I*), *C. subjenisseensis* (*II*), *C. bulbosa* (*III*).
А — общий вид цветка, *Б* — форма коробочки.

petiolulis 1—4 cm lg.; segmenta secundaria petiolulis 0.5—1.5 cm lg. vel sessilia; segmenta ultima 7—26 mm lg., 2—7 mm lt., linearia vel ovali-oblongata, late cuneata, apice rotundata. Racemus multiflorus (rare pauciflorus), saepe compactus, 2—8 cm lg. Pedicelli filiformes, 4—10 mm lg., basi bracteolis 9—15 mm lg., 5—12 mm lt., cuneatis, marginibus dentatis (in parte superiore), pectinato- vel digitatisectis in lacinulas angustas. Corollae caeruleo- vel roseo-violaceae, 15—20 mm lg. Limbus petalis externis cordato-orbiculatus, ellipticus vel ovatus, 4—10 mm lg., 5—12 mm lt., margine integer, rare leviter undulatus, apice non profundus, anguste emarginatus, spinula visibli in base. Tumulus petali inferni basi leviter evolutus, bene visiblis; calcar arcuatim deorsum subincurvatum, 7—13 mm lg., sat tenuis. Capsulae oblongae, 8—18 mm lg., 2—3 mm lt., reclinatae vel subnutantae, in rostrum subacutatae, tuberculatae ob semina exserta. Semina nigra, nitidula, 1.5—1.8 mm lg.

Typus: Prov. Krasnojarsk, distr. Ujarskensis, st. Kossogor, margo Piceeti, pratum frutectosum, 1 VI 1988, E. Antipova, E. Matshina, G. Zvereva (KRAS).

Affinitas. A *C. bulbosa* (L.) LC. charactere structurae corollae — limbo petalis externis cordato-orbiculato (nec suborbiculato); emarginatura apice spinula visible; petalo inferno tumulo insonspicuo basi, calcari sat tenui, arcuatim deorsum subincurvato (nec recto, mesocrasso) differt. A *C. remota* Fisch. ex Maxim. capsula oblonga (nec lineari) differt.

Distributio: Sibiria Media: in parte australi prov. Krasnojarsk, systeme fl. Jenissej.

In vallibus fluviorum, silvis coniferis et conifero-frondosis, fruticetis paludosis, ad margines silvarum, in pratulis, ad riveis et fontibus, ad margines palidum habitat.

Клубень шаровидный, 6—20 мм в диам., сверху слегка приплюснутый, ежегодно обновляющийся, без полостей. Корни развиваются на нижнем полюсе клубня. Стебель 7—34 см выс., обычно простой в нижней части, на расстоянии 1.5—6 см от клубня, с 1 чешуевидным листом 1—2 см дл. Листьев обычно 2, в средней части

стебля, с черешками 1—7 см дл. Пластинки листьев широкие, 2—3-тройчато-раздельные, 3—9 см дл., 3.5—12 см шир.; первичные сегменты на длинных (1—4 см), вторичные — на коротких (0.5—1.5) черешочках или сидячие; конечные дольки 7—26 мм дл., 2—7 мм шир., линейно- или овально-продолговатые, ширококлиновидные, на верхушке закругленные. Кисть многоцветковая (редко малоцветковая), часто плотная, 2—8 см дл. Цветоножки нитевидные, 4—10 мм дл., при основании с клиновидными, по верхнему краю зубчатыми, гребенчато- или пальчато-рассечеными на узкие дольки прицветниками 9—15 мм дл., 5—12 мм шир. Венчики синевато- или розовато-фиолетовые, 15—20 мм дл. Отгиб наружных лепестков сердцевидно-округлый, эллиптический или яйцевидный, 4—10 мм дл., 5—12 мм шир., по краю цельный, редко слегка волнистый, на верхушке неглубоко узковыемчатый, с явственным шипиком на дне выемки; бугор у основания нижнего лепестка слабо развит, но заметен; шпорец слегка дуговидно вниз согнутый, 7—13 мм дл., тонковатый. Коробочки продолговатые, 8—18 мм дл., 2—3 мм шир., поникающие или отклоненные, заостренные в носик, бугорчатые от выступающих семян. Семена черные, блестящие, 1.5—1.8 мм дл.

Тип: Красноярский край, Уярский р-н ст. Косогор, опушка елового леса, закустаренный луг, 1 VI 1988, Е. Антипова, Е. Мачина, Г. Зверева (KRAS).

Паратипы (paratypi): окр. г. Красноярска, кустарники в низине между реками 2-м и 3-м Бугачом, 12 V 1939, № 908, Л. М. Черепнин; там же, «Лома», левый берег р. Базаиха, на возвышенности, 13 V 1939, № 910, Шваб; там же, Бугачевская сопка, северный склон, около дороги, 17 V 1947, № 8713, Щукина, Черепнин; там же, плодово-ягодная станция, лужайка близ ручья, 20 V 1951, № 8723, Сугоняке, Черепнин; там же, плодово-ягодная станция, лужайка у ручья, 20 V 1951, № 7668, Пичучина, Черепнин; там же плодово-ягодная станция, лужайка у ручья, 19 V 1951, № 8913, Яцишина, Черепнин; там же, сосновый бор плодово-ягодной станции, 17 V 1951, № 7669, Кулешова, Горбачева, Черепнин; там же, долина ручья Бугач, 2 VI 1954, № 20014, Доброхотова, Смирнова, Черепнин; там же район Сопки, долина Золотого ключа, на влажной почве, 3 VI 1954, № 20016, Даурцева, Черепнин; там же район Сопки, лесостепная местность, 3 VI 1954, № 20015, Левчинская, Черепнин; там же, у ручья, 25 V 1956, № 17532, Черепнин; там же, район Сопки за Николаевкой, по берегу ручья, 23 V 1956, № 20013, Леванова, Вишневская, Черепнин; там же, правый берег р. Енисей, Голубая горка, 28 V 1957, № 17531, Кириллова, Черепнин; там же, ст. Юннатов, на склоне горы у ручья, 30 V 1958, № 20020, Петроченко, Коровицкая, Черепнин; Красноярский край, Партизанский р-н, окр. пос. Мина, вблизи дороги на пос. Кабайдак, смешанный лес, 20 VI 1957, № 13270, И. М. Красноборов; там же, окр. с. Стойба, сырой заболоченный лес в долине р. Рыбной, 10 VI 1986, № 33480, Е. М. Антипова; там же, Саянский р-н, окр. с. В. Агашул, окраина болота, выпас, 5 VI 1942, № 20017, Куранина, Черепнин; там же, окр. с. Агинское, берег р. Анжа, кустарники, 27 V 1959, № 13701, Т. К. Некошнова; там же, в 3 км юго-восточнее с. Агинского, березовый лес с осиной, 28 V 1959, № 13722, Некошнова; там же, Емельяновский р-н, окр. с. Бархатово, долина Фонина ручья, кустарники, 5 VI 1971, № 23357, Некошнова; там же, Большемуртинский р-н, с. Российска, берег ручья, 8 VI 1975, № 27688, Л. И. Кашина; там же, Уярский р-н, с. Никольское, сырой березово-еловый лес, 9 VI 1987, № 35361, Антипова. — KRAS.

Родство. От *C. bulbosa* (L.) DC. отличается особенностями строения венчика: отгиб наружных лепестков сердцевидно-округлый (у *C. bulbosa* округлый), выемка на верхушке наружных лепестков с явственным шипиком, нижний лепесток цветка с малозаметным бугорком у основания, шпорец тонковатый, слегка дуговидно вниз

согнутый (у *C. bulbosa* он почти прямой, утолщенный). От *C. remota* Fisch. ex Maxim. отличается продолговатой формой коробочки (у *C. remota* она линейная).

Распространение. Средняя Сибирь: юг Красноярского края, бассейн р. Енисей.

Растет по долинам рек в хвойных и хвойно-лиственных лесах, сырых кустарниках, на лесных опушках, лужайках, у ручьев и ключей, по окраинам болот.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность Г. А. Пешковой за консультации и поддержку в работе, Н. В. Степанову за помощь в составлении латинского описания, рецензентам и редакторам за очень внимательное прочтение рукописи.

Полевые исследования выполнены при финансовой поддержке Красноярского государственного педагогического университета им. В. П. Астафьева (проекты № 30-03-1/ФМ, № 22-04-1/ФП).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипова Е. М. Флора северных лесостепей Средней Сибири: Конспект. Красноярск, 2003. 464 с.

Крылов П. Н., Штейнберг Е. И. Материалы к флоре Канского уезда Енисейской губернии. Петроград, 1918. 156 с.

Попов М. Г. Семейство *Papaveraceae* Juss. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 649—705.

Попов М. Г. Семейство *Papaveraceae* Juss. // Флора Средней Сибири. М.; Л., 1957. Т. 1. С. 504—508.

Черепнин Л. М. Сем. 40. Маковые — *Papaveraceae* Juss. // Флора южной части Красноярского края. Красноярск, 1961. Т. 3. С. 198—205.

Пешкова Г. А. Семейство *Fumariaceae* — Дымянковые // Флора Сибири. *Berberidaceae—Grossulariaceae*. Новосибирск, 1994. С. 32—43.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

The new name *Corydalis subjenisseensis* Antipova is published to substitute *C. popovii* Antipova.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.40/.43)

© В. Г. Папченков

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В БАССЕЙНЕ СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

V. G. PAPCHENKOV. FLORISTIC RECORDS IN THE MIDDLE VOLGA BASIN

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
Факс (085-47) 2-40-42
E-mail: adm@yaroslavl.ru
Поступила 23.05.2006

Приводятся сведения о находках 51 вида сосудистых аборигенных и адвентивных растений. Из них 18 таксонов ранее не были известны на исследуемой территории в целом, 14 — являются новым для флоры Татарстана, 15 — Чувашии, 7 — Марий Эл, по 4 — Самарской, Ульяновской и Нижегородской областей.
Ключевые слова: редкие растения, находки, бассейн Средней Волги.

Данное сообщение продолжает серию публикаций по флористическим находкам, сделанным мною на территории Среднего Поволжья в границах Марий Эл, Чувашии, Татарстана, Самарской, Ульяновской и юго-запада Нижегородской областей (Папченков, 1985, 1990, 1993; Папченков, Дмитриев, 1987, 1989; Марков и др., 1988; Абрамов, Папченков, 1990, 1992; Папченков, Шпак, 1992, и др.) Таксоны расположены в алфавитном порядке. Названия большинства из них даны по С. К. Черепанову (1995). Двумя звездочками обозначены виды, которые впервые приводятся для бассейна Средней Волги, одной — ранее неизвестные в той или иной республике или области данного региона. При цитировании этикеточных данных коллектор указывается только в случае, если сборы произведены не автором сообщения.

Гербарные образцы, подтверждающие находки, хранятся в Гербарии Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (IBIW), дубликаты переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

**Agropyron fragile* (Roth) Candargy var. *sibiricum* (Willd.) Tzvel. (*A. sibiricum* (Willd.) Beauv.). — Ульяновская обл., д. Красный Яр, крутой песчаный склон к Куйбышевскому водохранилищу, 25 XI 2001. В Заволжье показан для бассейнов рек Ик, Белая, Самара (Плаксина, 2001). Отмечен для островов Куйбышевского водохранилища у устья р. М. Кокшага (Папченков, Шпак, 1992).

**Allium tulipifolium* Ledeb. — Татарстан, Бавлинский р-н, окр. с. Крым-Сарай, склон восточной экспозиции, в зарослях спиреи, 26 V 1989. Для флоры Татарстана не приводился (Определитель.., 1979; Бакин и др., 2000). Согласно П. А. Серегину (2005), встречается в соседней с Татарстаном Ульяновской и Самарской областях.

***A. savranicum* Bess. — Татарстан, Сармановский р-н, с. Муртыш-Тамак, склон западной экспозиции, 10 VII 1990. Показан для юга Волжско-Донского фло-

ристического района (Омельчук-Мякушко, 1979), где встречается по рекам Дон и Медведица (Серегин, 2005).

Artemisia dubia Wall. — Татарстан, Куйбышевский р-н, Куйбышевское водохранилище, Малиновские острова, 7 VIII 1988. Приводился А. Н. Пузыревым (1989) для ж. д. у ст. Агрыз.

***Bidens connata* Muehl. ex Willd. — Чувашия, Чебоксарское водохранилище, пристань. Шмукарская, небольшой залив, сырой грунт, 27 IX 2001. Данный заносный вид приводится для флоры Украины (Мосякін, 1988). В 2001 г. он собран в Орехово-Зуевском р-не Московской обл. (Скворцов, Григорьева, 2005).

***Bolboschoenus laticarpus* Marhold, Hroudová, Duchaček et Zákravský. — 1) Татарстан, Куйбышевский р-н, д. Болгары, Куйбышевское водохранилище, о-в Крайний, 27 VI 1988; 2) там же, остров у д. Лебедино, 18 VII 1988; 3) Нижегородская обл., Чебоксарское водохранилище, о-в Татинский напротив пос. Работки, сырая песчаная отмель, 29 IX 2001. Этот недавно описанный вид (Marhold et al., 2004) на территории Европейской России был отмечен для Оренбургской, Воронежской, Рязанской, Псковской и Калининградской областей (Marhold et al., 2004; Татанов, 2004).

B. yagara (Ohwi) Y. C. Yang et M. Zhan. — 1) Среднее Поволжье, 1966, Озерная экспедиция КФ АН СССР; 2) Камское водохранилище, левый берег, залив по р. М. Туй, 2 IX 1975, В. Экзерцев, А. Аретеменко; 3) *Марий Эл, Звениговский р-н, Куйбышевское водохранилище, острова в устье р. М. Кокшага, обсыхающее мелководье, 1 VII 1989. В Среднем Поволжье был известен из 3 пунктов: близ г. Казани, близ г. Новошешминска (Татарстан) и в устье р. Б. Кокшага (Марий Эл) (Татанов, 2003).

**Chenopodium karoi* (J. Murr) Aell. (*C. prostratum* Bunge). — *Чувашия: 1) ж.-д. пути ст. Ишлеи, 12 IX 1981; 2) ст. Чебоксары, ж.-д. пути на 2—9 км в направлении к ст. Канаш, 24 VIII 1981; 3) ж.-д. пути ст. Урмары, 30 VIII 1984; 4) ж.-д. пути между ст. Шоркистры и ОП 684 км, 6 IX 1984; 5) *Самарская обл., г. Тольятти, грузовой порт, ж.-д. пути, 24 IX 2001. Ранее под названием *C. prostratum* Bunge вид отмечался для ж.-д. путей Марий Эл (Абрамов, Папченков, 1992) и Татарстана (Папченков, 1993).

**Corispermum leptopterum* (Aschers.) Iljin. — 1) *Ульяновская обл., д. Красный Яр, крутой склок к Куйбышевскому водохранилищу, 25 IX 2001; 2) *Нижегородская обл., г. Нижний Новгород, устье р. Оки, щели железобетонных плит на набережной, 17 IX 2001. Под названием *C. Sibiricum* Iljin приводился для Марий Эл (Абрамов, Папченков, 1992).

***C. membranaceum* Iljin. — Самарская обл., г. Тольятти, крутой песчаный склон к Куйбышевскому водохранилищу, 24 IX 2001. Данный североамериканский псаммофильный вид отмечен для Ленинградской обл. (Цвелёв, 2000).

C. orientale Lam. — Самарская обл., г. Тольятти, песок по берегу Куйбышевского водохранилища, 24 IX 2001. Т. И. Плаксиной (2001) вид показан для всей территории Волго-Уральского региона, кроме бассейнов рек Б. Черемшан, Сок и Б. Кинель, т. е. территории, на которой вид собран нами.

**Dracocephalum nutans* L. — Татарстан, ж.-д. пути ст. Бугульма, 23 V 1989. Азиатский степной вид, в качестве очень редкого известный в бассейне р. Белой и на Самарской Луке (Плаксина, 2001).

**Eleocharis austriaca* Hayek. — Чувашия, Алатырский р-н, р. Люля, 29 VI 1986. Новое местонахождение редкого в регионе вида. Изредка встречается в соседних Татарстане (Бакин и др., 2000) и Марий Эл (Папченков, 1990).

**Elytrigia pruinifera* Nevski. — Ульяновская обл., Красный Яр, крутой песчаный склон к Куйбышевскому водохранилищу, 25 IX 2001. Ближайшие местонахождения этого редкого волго-уральского горностепного вида в Жигулях (Плаксина, 2001) и в Лениногорском р-не Татарстана (Папченков, 1993).

Euphorbia caesia Kar. et Kir. — Татарстан, Бавлинский р-н, окр. с. Крым-Сарай, южный известняковый склон, 26 V 1989. Новое местонахождение редкого в республике вида (Бакин и др., 2000).

E. rossica P. Smirn. — Татарстан: 1) Бавлинский р-н, окр. с. Тат. Кандыз, склон западной экспозиции, 28 V 1989; 2) Бугульминский р-н, д. Петровка, южный щебнистый склон, 24 V 1989. Новые местонахождения редкого в республике вида (Бакин и др., 2000).

**E. subrilis* Prokh. — 1) Татарстан, Бавлинский р-н, д. Поповка, щебнистый склон южной экспозиции, 27 V 1989; 2) там же, с. Крым-Сарай, крутой известняковый склон юго-восточной экспозиции, 25 V 1989. На прилегающих территориях известен в Ульяновской обл., Башкирии и в качестве заносного — в Удмуртии (Определитель.., 1989; Благовещенский, Раков, 1994; Гельтман, 1996).

Euphrasia parviflora Schag. — Татарстан: 1) Куйбышевский р-н, Куйбышевское водохранилище, о-в Спасский у с. Куралово, 13 VII 1988; 2) Сармановский р-н, с. Муртыш-Тамак, плоская вершина склона, 10 VII 1990. Как редкий вид приводится для Волжско-Вятского возвышенного региона Татарстана (Бакин и др., 2000).

Festuca polesica Zapał. — Марий Эл, ГПНП «Марий Чодра», ж.-д. насыпь у ст. Илеть, песчаная полоса между ж. д. и сосняком и по краю сосняка, 12 VII 1989. Новое местонахождение редкого в республике вида (Абрамов, 1989).

***F. unifaria* Dumort. (*F. rubra* L. var. *juncea* Hack.). — Чувашия, Комсомольский р-н, заболоченный луг в пойме р. Кубни, 24 VI 1984. Вид распространен в северо-западных областях России (Цвелёв, 2000).

Fraxinus pennsylvanica Marsh. (*F. lanceolata* Borkh.). — Татарстан, Куйбышевское водохранилище, остров напротив пос. Лишево, по урезу воды, 21 X 2001. Интродуцирован в Раифском лесничестве, где отмечено самовозобновление вида (Бакин и др., 2000).

**Galium album* Mill. — Чувашия: 1) Ядринский р-н, берег р. Моргаушки, 25 VI 1986; 2) там же берег лесного пруда, 24 VI 1988; 3) ст. Ибреси, ж.-д. пути, 27 VI 1987; 4) Шумерлинский р-н, берег Юманайского пруда, 22 VI 1987. Вид известен в соседних Марий Эл и Татарстане (Папченков, 1990; Бакин и др., 2000).

G. tinctorum (L.) Scop. — Татарстан: 1) Куйбышевский р-н, острова Куйбышевского водохранилища между с. Измери и д. Березовая Грива, 16 VII 1988; 2) Чистопольский р-н, с. Белая Гора, по южному известняковому склону оврага, 11 VII 1990. В этих районах прежде вид не отмечался (Бакин и др., 2000).

***G. vailantii* DC. — *Чувашия: 1) Цивильский р-н, р. Аниш, сухая отмель, 11 VI 1986; 2) ст. Ибреси, ж.-д. пути, 27 VI 1987; *Татарстан: 3) Алькеевский р-н, берег р. М. Черемшан у с. Альмурзино, 3 VII 1971; 4) Куйбышевский р-н, Куйбышевское водохранилище, о-в Спасский у с. Куралово, 4 VII 1988; 5) Зеленодоль-

ский р-н, ж.-д. пути между ст. Зеленый Дол и ОП Атлашкино, 9 VIII 1989; 6) Балтасинский р-н, д. Карадуван, сухая отмель р. Шошма, 6 VII 1990; 7) *Марий Эл, д. Дубовка, ржаное поле, 16 VIII 1989. На возможность находок вида на территории Татарстана указывали О. В. Бакин и др. (2000). На территории Марий Эл распространен близкий *Galium spurium* L. (Абрамов, 1989).

Glechoma hirsuta Waldst. et Kit. — Татарстан, Сабинский р-н, лесная опушка, 19 V 1987. Ранее по одной находке для территории республики вид приводился как сомнительный (Бакин и др., 2000).

**Gnaphalium rossicum* Kirp. — *Татарстан: 1) остров у с. Алексеевское, 18 VIII 1957, В. Экзерцев; 2) Буинский р-н, берег р. Свияги, 22 VIII 1973; 3) Нижнекамскае водохранилище, мелководья в устье р. Белой, 8 VIII 1987, В. Экзерцев; 4) Куйбышевское водохранилище, остров напротив пос. Лаишево, обсохшая отмель, 21 XI 2001; *Чувашия: 5) Куйбышевское [сейчас Чебоксарское] водохранилище мелководья у г. Чебоксары, 26 VIII 1959, В. Экзерцев; 6) Алатырский р-н, обсохшая отмель р. Люли, 9 X 1979; 7) *Нижегородская обл., Чебоксарское водохранилище, о-в Татинский напротив пос. Работки, песчаная отмель, 29 IX 2001. Вид приводился для юга и востока Волжско-Донского флористического района (Цвелёв, 1994).

Lilium maculatum Thunb. — 1) Татарстан, Куйбышевское водохранилище у пос. Васильево, остров, закустаренный луг, 24 VI 1990. Беглец из культуры.

Linum perenne L. — 1) г. Казань, о-в Воровского, ж.-д. пути, 5 VIII 1978; 2) *Чувашия, ОП Чубаево, ж.-д. пути, 2 IX 1981. В естественных местообитаниях вид встречается в южных районах Татарстана (Бакин и др., 2000).

***Lotus dvinensis* Min. et Ulle. — 1) Марий Эл, ГПНП «Марий Чодра», район Кленовой горы, «Обозные луга», 4 VIII 1988; 2) там же, пос. Красногорский, берег озера, 1 VIII 1988. Ближайшие метонахождения — в Ярославской обл. (Папченков и др., 1996).

***Melampyrum solstitale* Ronn. — 1) Чувашия, Ядринский р-н, луг по берегу р. Урги, 22 VI 1986. Вид западного распространения (Цвелёв, 1981).

***Myriophyllum sibiricum* Kom. — Марий Эл, ГПНП «Марий Чодра», оз. Глухое, 24 VIII 1988. Ближайшее местонахождение этого североевропейско-азиатского, изредка встречающегося на Верхней Волге вида (Папченков и др., 1996; Папченков, Гарин, 2000), на р. Оке (Гринталь, 1993).

**Oenotera villosa* Thunb. — Самарская обл., г. Тольятти, грузовой порт, песок. 24 IX 2001. Под названием *O. depressa* Greene приведен для г. Ульяновска (Благовещенский, Раков, 1994).

***Otites hellmannii* (Claus) Klok. (*Silene hellmannii* Claus). — Ульяновская обл., д. Красный Яр, крутой песчаный склон к Куйбышевскому водохранилищу 25 IX 2001. Вид в качестве очень редкого известен в Саратовской обл. (Плаксина, 2001).

**Persicaria hypanica* (Klok.) Tzvel. — 1) *Марий Эл, Куйбышевское водохранилище, о-в Сидельниковский (нижний), 24 VI 1989; 2) *Чувашия, Куйбышевское водохранилище, о-в Сидельниковский (верхний), 24 VI 1989; 3) там же, о-в Б. Криушинский, 4 VII 1989. Южный вид, на Средней Волге в качестве заносного известен также из г. Казани (Цвелёв, 1996).

***Poa taurica* H. Pojark. — Чувашия, Козловский р-н, р. Волга, песчаный пляж, 28 VII 1987. Приводится для гор Крыма (Цвелёв, 1974).

**Polygonum rurivagum* Jord. ex Boreau. — Чувашия, Красноармейский р-н, д. Вуманкасы, берег пруда, 12 VII 1987. Вид известен с островов Куйбышевского водохранилища в границах Марий Эл (Папченков, Шпак, 1992).

Populus deltoids Marsh. — Татарстан, Куйбышевский р-н, Куйбышевское водохранилище, о-в Спасский у с. Куралово, 5 VII 1988. В республике известен как культивируемый вид (Бакин и др., 2000).

***Potentilla pilosa* Willd. — Татарстан: 1) Балтасинский р-н, д. Карадуван, известковый склон, 6 VII 1990; 2) Чистопольский р-н, с. Белая Гора, южный известковый склон, 11 VII 1990. Известен в Нижне-Донском флористическом районе (Камелин, 2001).

***Poterium sanguisorba* L. — 1) Чувашия, ст. Канаш, ж.-д. насыпь, 26 V 1984, А. Димитриев. В регионе вид был неизвестен. Отмечен для Ивановской обл. (Борисова, 2004).

***Prunus cerasifera* Ehrh. (*P. divaricata* Ledeb.). — Татарстан, ж.-д. насыпь в районе ст. Бугульма, 23 V 1989. Культивируется и иногда в одичалом виде встречается у дорог (Цвелёв, 2001).

Reseda lutea L. — 1) Татарстан, Верхнеуслонский р-н, пристань Печищи, крутой щебнистый склон к Куйбышевскому водохранилищу, 26 IX 2001. Ранее приводился для г. Казани (Бакин и др., 2000).

***Rosa gorenkensis* Bess. — 1) Татарстан, Балтасинский р-н, д. Карадуван, известковый склон, 6 VII 1990; 2) Чувашия, г. Васильсурск, Чебоксарское водохранилище, остров у левого берега, 28 IX 2001. Вид известен в юго-западных и южных областях России (Бузунова, 2001).

**R. pratorum* Sukacz. — Татарстан: 1) Алексеевский р-н, Куйбышевское водохранилище о-в Лисья Грива у д. Березовая Грива, 17 VII 1988; 2) г. Казань, у ж.-д. путей возле вокзала, 5 VI 1989; 3) Нижнекамское водохранилище, остров у бывшего устья р. Ик, 29 VII 1990. Ближайшие местонахождения вида в Республике Марий Эл (Абрамов, Папченков, 1992; Папченков, Шпак, 1992) и Нижегородской обл. (Папченков, Лисицына, 1993).

**Rumex marschallianus* Reichenb. — Татарстан, ст. Васильево, между ж.-д. путями, 5 IX 1979, А. Димитриев. Ближайшие метонахождения вида в Удмуртии (Туганаев, Пузырев, 1988) и Самарской обл. (Лисицына и др., 1993).

Salvinia natans (L.) All . — Чувашия, г. Васильсурск, Чебоксарское водохранилище, левобережные приостровные мелководья, 28 IX 2001; 2) Марий Эл, г. Козьмодемьянск, Чебоксарское водохранилище, правобережные мелководья, 18 X 2004, В. Папченков (визуально). В Республиках Чувашия и Марий Эл сальвиния известна как редкий старичный вид (Куданова, 1965; Абрамов, 1989).

Sparganium microcarpum (Neum.) Raunk. — 1) *Нижегородская обл., Чебоксарское водохранилище, о-в Татинский напротив пос. Работки, сырая песчаная отмель, 29 IX 2001; 2) *Марий Эл, ГПНП «Марий Чодра», Керебелякское лесничество, 37-й кв., мелкое озерко в заболоченном лесу, 07 VIII 1990; 3) там же, пос. Красногорский, старица р. Илеть, 9 VIII 1988; *Чувашия: 4) Канашский р-н, р. Урюм, 20 VI 1984; 5) Цивильский р-н, р. Кушарка, 9 VII 1986; Татарстан: 6) Бал-

тасинский р-н, д. Карадуван, пойма р. Шошма, 6 VII 1990; 7) Чистопольский р-н, р. Толкишка, без даты, коллектив неизвестен (KAZ). В Татарстане вид был известен по указаниям М. В. Маркова с сотр. (1955) для ныне затопленной Волжско-Камской поймы. Более поздние данные о распространении вида отсутствовали.

S. neglectum Beeby. — 1) Татарстан, Куйбышевский р-н, Куйбышевское водохранилище, о-в Б. Болгарский, 28 VI 1988; 2) *Марий Эл, ГПНП «Марий Чодра», Лушмарское лесничество, 4-й кв., р. Юшут, 29 VIII 1989. Вид указывался для ныне затопленных пойм рек Волги и Камы (Марков с сотр., 1955). Более поздние его находки на Средней Волге, кроме этих двух, нам неизвестны.

Typha laxmannii Lepech. — Татарстан: 1) Куйбышевское водохранилище, мелководье по р. Свияге, 16 VIII 1968, В. Экзерцев, Л. Лисицына; 2) Нижнекамское водохранилище, мелководье по левому берегу выше г. Брежнева (ныне — г. Набережные Челны), 7 VIII 1987, Л. Лисицына. Ранее отмечался в черте г. Казань (Папченков, 1985).

***Veronica poljensis* Murb. — Татарстан, Октябрьский р-н, д. Лесхоз, низинное болото возле деревни, 6 VII 1971.

***V. tenuis* Ledeb. — Татарстан: 1) Октябрьский р-н, д. Лесхоз, низинное болото возле деревни, 6 VII 1971; 2) Куйбышевский р-н, Куйбышевское водохранилище, Малиновские острова, 6 VII 1988; 3) Елабужский р-н, д. Костенеево, пойма небольшой речки, вскрытый сухой торфяник, 9 VII 1990; 3) там же, обсохшая отмель речки, 9 VII 1990. Два последних вида вероник встречаются в Нижнем Поволжье (Клинкова, 1993).

***Xanthium palustre* Greene. — Самарская обл., г. Тольятти, грузовой порт, песок, 24 IX 2001. Известен из окр. г. Ростова и из Астраханской обл. (Протопопова, 1994).

Благодарности

Благодарю Н. Н. Цвелёва и Д. В. Гельтмана за консультации при определении некоторых видов растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Н. В. Сосудистые растения флоры Марийской АССР. Йошкар-Ола, 1989. 147 с.

Абрамов Н. В., Папченков В. Г. Новые и редкие виды растений для флоры Среднего Поволжья и Марийской АССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 270—271.

Абрамов Н. В., Папченков В. Г. О редких и новых видах флоры Марийской АССР // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 99—102.

Бакин О. В., Рогова Т. В., Ситников А. П. Сосудистые растения Татарстана. Казань, 2000. 496 с.

Благовещенский В. В., Раков Н. С. Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск, 1994. 116 с.

Борисова Е. А. Новые и редкие адвентивные растения во флоре Ивановской области // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 12. С. 1902—1905.

Бузунова И. О. Род Роза, Шиповник — *Rosa* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 2001. Т. 10. С. 329—361.

Гельтман Д. В. Сем. *Euphorbiaceae* Juss. — Молочайные // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 256—278.

Гринталь А. Р. Заметка о видах *Myriophyllum spicatum* L. и *M. sibiricum* Kom. (*Haloragaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 1993. Т. 29. С. 107—109.

Камелин Р. В. Лапчатка — *Potentilla* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 2001. Т. 10. С. 394—452.

Клинкова Г. Ю. Заметки о систематике вероник секции *Beccabunga* (Hill) Griseb. (*Veronica, Scrophulariaceae*) Нижнего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1993. Т. 98. Вып. 4. С. 112—119.

Куданова З. М. Определитель высших растений Чувашской АССР. Чебоксары, 1965. 345 с.

Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. Флора водоемов Волжского бассейна. Определитель цветковых растений. СПб., 1993. 219 с.

Марков М. В. и др. Флора и растительность пойм Волги и Камы в пределах Татарской АССР. Казань, 1955. 391 с.

Марков М. В., Папченков В. Г., Ситников А. П. Новые и редкие виды флоры Татарии // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 114—120.

Мосякін С. Л. Рід *Bidens* L. (*Asteraceae*) у флорі УРСР // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. № 6. С. 63—64.

Омельчук-Мякушко Т. Я. Сем. *Alliaceae* J. G. Agarh — Луковые // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 261—276.

Определитель высших растений Башкирской АССР. Сем. *Brassicaceae* — *Asteraceae* / Алексеев Ю. Е., Галеева А. Х., Губанов И. А. и др. М., 1989. 375 с.

Определитель растений Татарской АССР. Казань, 1979. 372 с.

Папченков В. Г. Новые и редкие виды растений автономных республик Среднего Поволжья // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1696—1697.

Папченков В. Г. О флористических находках в Марийской АССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1773—1778.

Папченков В. Г. О новых и редких видах флоры Татарстана // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 9. С. 73—79.

Папченков В. Г., Бобров А. А., Богачев В. В., Чемерис Е. В. Флористические находки в Ярославской области // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 109—118.

Папченков В. Г., Гарин Э. В. Флористические находки в бассейне Верхней Волги // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 97—101.

Папченков В. Г., Димитриев А. В. О некоторых редких и новых растениях во флоре Чувашии // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 4. С. 526—528.

Папченков В. Г., Димитриев А. В. Новые и редкие виды заносных растений автономных республик Среднего Поволжья // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 4. С. 547—553.

Папченков В. Г., Лисицына Л. И. Флористические находки в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 7. С. 86—90.

Папченков В. Г., Шпак Т. Л. Флористические находки на островах и мелководьях Куйбышевского водохранилища // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 84—94.

Плаксина Т. И. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара, 2001. 388 с.

Протопопова В. В. Триба *Heliantheae* Cass. (incl. *Ambrosieae*, *Tageteae*) // Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. 7. С. 25—52.

Пузырев А. Н. Новые и редкие адвентивные растения Удмуртии (по исследованиям 1981—1986 гг.) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 761—765.

Серегин А. П. Флористические материалы и ключ по лукам (*Allium* L., *Alliaceae*) Европейской России // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2005. Т. 110. Вып. 1. С. 45—51.

Скворцов В. Э., Григорьева О. В. *Bidens connata* Muehl. ex Willd. (*Asteraceae*) — новый вид для флоры России // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2005. Т. 110. Вып. 1. С. 65—68.

Татанов И. В. Критические заметки о видах *Bolboschoenus desoulavii* (Drob.) A. E . Kozhevnikov и *Bolboschoenus yagara* (Ohwi) Y. C. Yang et M. Zhan (*Cyperaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2003. Т. 35. С. 51—62.

Татанов И. В. Сравнительная карпология видов *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) в связи с систематикой рода // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 8. С. 1225—1248.

Туганаев И. И., Пузырев А. Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск, 1988. 124 с.

Цвелёв Н. Н. Сем. *Poaceae* Bernh. (*Gramineae* Juss. nom. altern.) — Злаки // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 117—368.

Цвелёв Н. Н. Род Марьянник — *Melampyrum* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 258—267.

Цвелёв Н. Н. Род Сушеница — *Filaginella* Opiz // Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. 7. С. 100—102.

Цвелёв Н. Н. Сем. *Polygonaceae* Juss. — Гречишные // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 98—157.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России. СПб., 2000. 782 с.

Цвелёв Н. Н. Род слива — *Prunus* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 2001. Т. 10. С. 606—610.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Marhold K., Hroudová Z., Duchâček M., Zakracský P. The *Bolboschoenus maritimus* group (*Cyperaceae*) in Central Europe, including *B. laticarpus*, spec. nova // Phyton. 2004. Vol. 44. Fasc. 1. P. 1—21.

SUMMARY

The information on the records of 51 vascular plant species in the Middle Volga basin is given. 18 taxa (*Allium savranicum* Bess., *Bidens connata* Muehl. ex Willd., *Bolboschoenus laticarpus* Marhold et al., *Corispermum membranaceum* Iljin, *Festuca unifaria* Dumort., *Gallium vailantii* DC., *Lotus dvinensis* Min. et Ulle, *Melampyrum solstitiale* Ronn., *Myriophyllum sibiricum* Kom., *Otites hellmannii* (Claus) Klok., *Poa taurica* H. Pojark., *Potentilla pilosa* Willd., *Poterium sanguisorba* L., *Prunus cerasifera* Ehrh., *Rosa gorinkensis* Bess., *Veronica poljensis* Murb., *V. tenuis* Ledeb., *Xanthium palustre* (Greene)) were not recorded before on the area under research; 15 taxa are new to the flora of Tatarstan, 14 are new to Chuvashia, 7 to Marii El, and 4 taxa to each of the Samara, Ulyanovsk and Nizhni Novgorod Regions.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47+57) : 58

© Д. В. Гельтман

ПИТЕР ГАМИЛЬТОН РЕЙВН (К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

D. V. GELTMAN. PETER HAMILTON RAVEN: TO 70TH ANNIVERSARY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)-234-45-12
E-mail: geltman@binran. ru
Поступила 21. 03.2007

13 июля 2006 г. исполнилось 70 лет Питеру Гамильтону Рейвну (Peter Hamilton Raven) — президенту и директору Миссурийского ботанического сада (США), иностранному члену Российской академии наук, одному из лидеров современной ботаники, выдающемуся ученому и яркому человеку. В нем органически сочетаются широкая образованность, высокий уровень его личных исследований, компетентность в самых различных отраслях ботаники, выдающиеся организаторские способности, потрясающее чутье на все новое и перспективное, хорошее знание людей и умение с ними работать.

Питер (именно так зовут его коллеги) родился в 1936 г. в Шанхае (Китай) в семье крупного предпринимателя. Вскоре после его рождения из-за начала военных действий семья вернулась в США и обосновалась в Калифорнии.



Питер рано увлекся наукой о растениях: уже в 8 лет он стал членом кружка при Академии наук Калифорнии, а его первая научная статья увидела свет, когда ему только исполнилось 15. В 1957 г. он закончил Университет Калифорнии в Беркли и получил степень бакалавра, в 1960 г. защитил диссертацию на степень доктора философии в Университете Лос-Анжелеса. Затем, в 1960—1961 гг. стажировался в Британском музее естественной истории в Лондоне. С 1962 г. работал в ботаническом саду «Ранчо Санта Ана» в Калифорнии, одновременно преподавал в Стенфордском университете. В 1971 г. в возрасте 35 лет Питер возглавил Миссурийский ботанический сад (Missouri Botanical Garden) в Сент-Луисе — крупнейшем городе штата Миссури на Среднем Западе США. Именно с этим учреждением связа-

на его научная карьера, именно здесь проявились его лучшие качества ученого и организатора.

Несмотря на то что Миссурийский ботанический сад был создан еще в XIX в. и имел давние научные традиции, к моменту прихода Питера он не играл заметной роли в американской и мировой ботанической науке. В саду было не более 10 научных сотрудников, а его экспозиция была достаточно традиционной.

Питер сумел за относительно короткий срок превратить Миссурийский ботанический сад в первоклассное, очень динамично развивающееся научное учреждение. Сейчас в нем работает около 60 научных сотрудников, имеющих ученую степень (что очень много для американских учреждений подобного рода), которые занимаются изучением флоры самых разных регионов земного шара. С 1975 г. более чем в 3 раза выросли фонды Гербария сада, который в настоящее время насчитывает почти 6 млн образцов и стал одним из крупнейших мировых хранилищ. По-видимому, история мировой науки не знает прецедентов столь быстрого роста гербарных коллекций.

Питер инициировал издание «Флоры Северной Америки» («Flora of North America») — современной многотомной сводки, отражающей разнообразие сосудистых растений этой части света. В Сент-Луисе находится редакционный совет этого проекта, а логика его развития привела к необходимости создания специальных центров и в других научных учреждениях Северной Америки. Другой важнейший международный проект, получивший жизнь по его инициативе, — англоязычная «Флора Китая» («Flora of China»), цель которого — довести до мировой науки и практики сведения о многочисленных и своеобразных растениях этой страны. В ходе подготовки данного издания ярко проявились организаторские и дипломатические способности Питера, сумевшего найти адекватный его формат, устраивавший все вовлеченные стороны. Эта флора стала по-настоящему международным изданием, в ее подготовке принимают участие и российские ботаники (Р. В. Камелин, Н. Н. Цвелёв, А. Е. Бородина-Грабовская, В. И. Дорофеев, О. В. Чернева и др.).

Серьезный прорыв в изучении флоры Латинской Америки, осуществленный при активном участии Миссурийского ботанического сада, также стал важным результатом деятельности Питера, который неоднократно бывал в этой части мира и в совершенстве владеет испанским языком. За время его директорства были подготовлены конспекты флоры Перу, Эквадора, Чили, активные исследования ведутся в Аргентине, Боливии, Венесуэле, Парагвае, Колумбии, в содружестве с другими ботаническими учреждениями были сделаны важные шаги в изучении флоры Центральной Америки, прежде всего в рамках проекта «Flora Mesoamericana». Многие сотрудники сада начинают свою карьеру с длительного пребывания в одной из латиноамериканских стран, где участвуют в экспедициях, обрабатывают собранный материал и консультируют местных ботаников.

В течение многих лет специалисты Миссурийского ботанического сада проводят исследования высокоэндемичной флоры Мадагаскара. В настоящее время там работают около 30 сотрудников сада и местных специалистов, в той или иной мере получающих поддержку с его стороны.

Пожалуй, нет региона мира, в котором не работали бы ботаники Миссурийского ботанического сада. Можно назвать Кению и Вьетнам, Конго и Новую Каледонию, Грузию, Казахстан, многие другие страны. При этом разработка концепции исследовательского проекта, налаживание контактов, поиск финансирования — как правило, заслуга директора сада.

Миссурийский ботанический сад — пионер в продвижении информационных технологий в ботанику, и в этом также велика заслуга Питера, который обратил

внимание на необходимость такой работы еще в середине 1980-х годов. В настоящее время сайт сада (www.mobot.org) фактически является многопрофильным порталом, содержащим самую разную информацию, необходимую как специалистам ботаникам, так и любителям. Другой информационный проект сада — сайт «Botanicus» (www.botanicus.org), представляющий собой электронную ботаническую библиотеку, включающую сканированные классические ботанические работы и важнейшие периодические издания.

В 1999 г. в Сент-Луисе на базе Миссурийского ботанического сада с большим успехом прошел XVI Международный ботанический конгресс, президентом которого был Питер. Конечно, подготовка конгресса потребовала и от него, и от других сотрудников сада огромных усилий.

За годы директорства Питера серьезно изменился облик сада. Капитально реконструирована оранжерея оригинальной архитектуры, официально называемая климатроном. Ее посещение дает возможность воочию представить себе облик дождевого тропического леса. Появились такие разделы, как японский сад, реконструкция североамериканской прерии и другие очень запоминающиеся экспозиции. Работает центр домашнего садоводства, предлагаются многочисленные образовательные курсы. Была осуществлена обширная строительная программа, дважды возводились современные здания для размещения научных подразделений. В 1999 г. вошел в строй исследовательский центр, включающий здание Гербария, отвечающее всем современным требованиям. Этот центр был возведен при финансовой поддержке компании «Монсанто», и поэтому получил ее имя.

Для российского ботаника будет удивительным тот факт, что Миссурийский ботанический сад является частным учреждением (управляется попечительским советом) и не имеет постоянного государственного финансирования. Средства на научную и иную деятельность приходится привлекать, в первую очередь, путем пожертвований компаний и частных лиц, объясняя им значение сада и ботанической науки; конечно, используются и гранты различный фондов. Этот раздел работы в значительной мере ложится на плечи директора. И здесь успехи Питера впечатляющи: в 1971 г. годовой бюджет сада составлял 650 тыс. долларов, в 2006 г. — 34.5 млн.

Без сомнения, ботанический сад стал одним из существенных факторов общественно-культурной жизни Сент-Луиса и всего штата Миссури и в этом также немалая заслуга Питера. Жители мегаполиса Сент-Луиса любят свой сад и по возможности ему помогают. В саду проводятся празднования различных памятных дат, в их подготовке нередко принимают участие этнические объединения города.

Питер является действующим профессором ботаники в Университете Вашингтона в Сент-Луисе, с которым Миссурийский ботанический сад энергично взаимодействует. Учебник «Biology of plants », написанный им совместно с рядом других ботаников, выдержал 7 изданий, переведен на многие языки, в том числе и на русский (под названием «Современная ботаника»). Другим важнейшим учебником, подготовленным при его активном участии, является книга «Окружающая среда» «Environment», которую необходимо также перевести на русский язык.

Несмотря на огромную занятость делами сада, Питер в 1983—1986 гг. входил в совет Национальной академии наук США, а в 1987—1999 гг. был секретарем по внутренним вопросам (home secretary). Он также был членом комитета советников по науке и технологиям при президенте Клинтоне.

Такая обширная научно-организационная деятельность, казалось бы, не должна оставить Питеру времени для личных научных исследований. Но это не так. В тече-

ние многих лет он занимается изучением систематики семейств *Onagraceae* и *Lythraceae,* применяя самые различные методы исследования. Определенное внимание Питер уделил и другим группам растений, проблеме коэволюции растений и насекомых. Большое значение имеют его ботанико-географические работы, посвященные взаимоотношениям флор Северной и Южной Америки, биогеографии покрытосеменных в связи с дрейфом континентов, происхождением флоры Калифорнии (последние 2 написаны совместно с D. Axelrod), эволюции альпийский и субальпийских растений Новой Зеландии и мн. др. Перу Питера принадлежит целый ряд концептуальных публикаций и докладов, посвященных проблемам сохранения растительного мира Земли, роли ботанической науки в современном мире. В целом же он является автором, соавтором и редактором более 500 научных публикаций.

И в науке, и на посту директора Питером сделано столь много, что коллеги нередко называют его «Петром Великим». Его достижения и заслуги были отмечены научной общественностью многих стран. Питер избран иностранным членом огромного числа академий наук, почетным доктором около 20 ведущих университетов и почетным членом многих научных обществ.

Особо следует сказать об интересе Питера к России и другим странам бывшего СССР. Еще в советские времена он установил хорошие контакты с Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова, был избран иностранным членом нашей Академии наук. По приглашению американской стороны в Сент-Луисе побывали многие российские ботаники. Американские коллеги существенно помогли в деле внедрения информационных технологий в ботанические исследования нашей страны, оказывая помощь техникой, программным обеспечением, консультируя наши первые шаги в этой области. Питер сумел найти для этого необходимые средства и иные ресурсы своего учреждения. Он также помог многим нашим ботаникам получить средства на исследования, особенно в 1990-е годы, посоветовав обратиться в те или иные фонды и поддержав заявки.

Особое внимание Питер уделил организации помощи Ботаническому институту в поиске средств для проведения ремонта здания Гербария в 1994—1995 гг. Именно по его настоятельной рекомендации на эти цели были выделены специальные гранты Международного научного фонда и Агентства США по международному развитию, привлечены средства других спонсоров. До этого в 1992 г. по инициативе Питера в С.-Петербург была направлена группа инженеров, определивших состояние инфраструктуры института и первоочередные направления ремонтных работ.

Несмотря на чрезвычайную занятость Питера, вызванную многочисленными обязанностями, поражает его внимание к деталям, к проблемам и запросам отдельных ботаников из самых разных стран. К нему можно обратиться со своими проблемами, получить совет по их решению, а нередко и прямую поддержку словом и делом. Питер также находит время для динамичной личной жизни, воспитания 4 детей.

Свой юбилей Питер встретил в гуще дел и новых начинаний. Пожелаем ему крепкого здоровья для осуществления своих планов, проектов и идей, процветания его детищу — Миссурийскому ботаническому саду.

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность Т. В. Шулькиной за большую помощь в подготовке данной статьи.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

 С. Б. Гончарова,[1] А. А. Гончаров[2]

ILLUSTRATED HANDBOOK OF SUCCULENT PLANTS: *CRASSULACEAE* / ED. BY U. EGGLI. BERLIN; HEIDELBERG: SPRINGER, 2005. 458 P. (ИЛЛЮСТРИРОВАННЫЙ СПРАВОЧНИК ПО СУККУЛЕНТНЫМ РАСТЕНИЯМ: *CRASSULACEAE* / ПОД РЕД. У. ЭГГЛИ. БЕРЛИН; ГЕЙДЕЛЬБЕРГ: ШПРИНГЕР, 2005. 458 С.)

S. B. GONTCHAROVA, A. A. GONTCHAROV. (*A REVIEW*). ILLUSTRATED HANDBOOK OF SUCCULENT PLANTS: CRASSULACEAE / ED. BY U. EGGLI. BERLIN; HEIDELBERG: SPRINGER, 2005. 458 P.

[1] Ботанический сад-институт ДВО РАН
690024 Владивосток, ул. Маковского, 142
Факс (4232) 388041
E-mail: svgontch@bgi.dvo.ru
[2] Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159
Факс (4232) 310193
E-mail: gontcharov@ibss.dvo.ru
Поступила 23.05.2006
Окончательный вариант получен 28.11.2006

В 2005 г. вышла шестая книга из серии иллюстрированных справочников, посвященных большой, сложной и весьма интересной группе суккулентных растений. Выпуск содержит обширную информацию о сем. *Crassulaceae* (толстянковые), и его, без сомнения, можно назвать первой со времен A. Berger (1930) мировой сводкой по этому семейству. Авторы посвятили свой труд памяти H. ‘t Hart — крупнейшего специалиста по систематике, морфологии, анатомии и молекулярной филогении толстянковых, безвременно ушедшего из жизни в 2000 г. Книга написана международным коллективом авторов, среди них известные специалисты по систематике тостянковых: B. Bleij, H. ‘t Hart, B. J. M. Zonneveld (Нидерланды), В. В. Бялт (Россия), B. Descoings (Франция), U. Eggli, R. Nyffeler (Швейцария), E. J. van Jaarsveld (Южно-Африканская республика), M. Kimnach и R. Moran (США), H. Ohba (Япония), J. Thiede (Германия), C. C. Walker (Англия).

Идея создания новой серии иллюстрированных справочников суккулентных растений возникла и была развита в ходе работы Конгресса Международной организации по изучению суккулентных растений (IOS), прошедшего в 1990 г. в Цюрихе. В ее основу легли «Sukkulentenlexikon» и «Kakteenlexikon» (Jacobsen, 1970, 1981, и др.), вышедшие в конце XX в.

Как указывает редактор справочника U. Eggli, по сравнению с «Sukkulentenlexikon» новое издание имеет значительное количество преимуществ: описания более детальны, указаны типы для большинства принятых таксонов, приведена этимология названий родов, проведена большая работа по выявлению синонимов.

Книга начинается обширным введением, в котором изложены особенности пользования «Справочником», а также взгляды авторов на определение «суккулентного» растения. Отмечено, что в «Справочнике» принят утилитарный подход, суккуленты — это «растения обитающие в более или менее семиаридных регионах и демонстрирующие адаптации к ксерическим условиям, в том числе каудексообразующие и мягкостебельные» (стр. 1).

Книга довольно удобна в обращении, в ней даны диагнозы не только родов и видов, но и внутриродовых подразделений (секций, серий) толстянковых. Удобен и алфавитный указатель, в котором указаны не только принятые таксоны, но и основные синонимы с перекрестными ссылками. По данным авторов, семейство содержит 1410 видов и 305 подвидов из 33 родов и 23 нотородов. Например, самый крупный род, *Sedum*, представлен 428 видами, второй по величине, *Crassula* — 195 видами.

В книге авторы в целом придерживаются концепции родов, утвержденных в «Consensus Classification» (Eggli et al., 1995), принятой в 1995 г. в результате работы XXII и XXIII конгрессов «International organization for succulent plant study» и симпозиума «Evolution and systematics of the *Crassulaceae*». В «Справочнике» впервые широко использована новая система семейства H. 't Hart (1995), базирующаяся на результатах молекулярно-филогенетических исследований толстянковых, но не находившая широкого признания ранее. В отличие от общепринятой концепции семейства A. Berger (1930), в соответствии с которой семейство включает 6 подсемейств, в новой системе число подсемейств сокращено до 2: *Crassuloideae* (с одним родом *Crassula*) и *Sedoideae*. *Crassuloideae* в понимании авторов «Справочника» соответствует таковому A. Berger, а *Sedoideae* включает оставшиеся 5 подсемейств (*Sempervivoideae*, *Sedoideae*, *Echeveroideae*, *Kalanchoideae*, *Cotyledonideae*). В «Справочнике» довольно подробно рассмотрена новая система семейства, а также внутриродовая систематика большинства родов, по-прежнему основывающаяся на традиционных морфологических признаках, что является в определенной мере вынужденным противоречием, так как для большинства принимаемых родов уже было показано, что их внутриродовые системы отличаются искусственностью и почти все подроды и секции, указываемые в «Справочнике», являются полифилетичными (Mayuzumi, Ohba, 2004).

Основу «Справочника» составляют подробные описания родов, видов и внутриродовых подразделений. Роды и виды расположены в алфавитном порядке. Описания содержат большой объем ценнейшей информации, авторами была предпринята попытка унификации описаний, что, однако, не всегда выдержано, и сравнение даже близкородственных видов подчас затруднительно.

За последние несколько десятков лет в России вышли обработки семейства во флорах различных регионов (Петровский, 1984; Пешкова, 1994; Безделева, 1995; Бялт, 2001, и др.), описаны новые таксоны, сделан целый ряд таксономических преобразований. Однако все эти работы не приняты во внимание авторами «Справочника». Не учтена и монографическая обработка рада *Orostachys*, представленная ранее (1999) В. В. Бялтом, — одним из составителей «Справочника». Остается выразить сожаление, что работы русских специалистов не были использованы.

«Справочник» хорошо иллюстрирован (341 фотография), а для видов, фотографии которых не представлены, даны ссылки на источники, в которых опубликованы иллюстрации. Однако здесь есть некоторые неточности, касающиеся толстянковых флоры России. Например, на фотографии *Phedimus kamtchaticus* (Fisch.) H. 't Hart (*Sedum kamtschaticum* Fisch., или *Aizopsis kamtschatica* (Fisch.) Grulich) явно видно опушение стеблей, хотя в описании указано, что растения голые!

Как известно, из видов родства *Phedimus kamtchaticus* явно опушенным является лишь *Sedum selskianum* Regel et Maack (*Aizopsis selskiana* (Regel et Maack) Grulich, или *Phedimus selskanianus* (Regel et Maack) H. 't Hart) . На наш взгляд, на этой фотографии помещен гибрид *Sedum kamtschaticum* и *S. selskianum*.

В «Справочнике» приведена этимология названий родов, однако здесь также есть неточности. Например, авторы указывают, что происхождение названия рода *Sedum* не понятно, но упоминания о растениях *Sedum* встречаются еще в трудах Плиния (Regnat, 2004), и именно он считается автором имени. Полагают, что название произошло либо от *sedere* (сидеть), либо от *sedare* (успокаивать, спокойный, тихий) (Краснов и др., 1979). Приверженцы первого варианта делают упор на внешний облик представителей рода, второго — апеллируют к Плинию, применявшему термин *sedare* к группе растений с успокаивающим действием, в том числе *Sedum*, *Aizoon* и *Telephium* (Regnat, 2004). Автор рода *Hylotelephium* и его обработки в «Справочнике» H. Ohba указывает, что название *Hylotelephium* происходит от сочетания слов «лесной» и «суккулентное растение», так как растения часто встречаются в «открытом лесу», однако еще L. R. Praeger (1921) указывал, что эпитет *telephium* происходит от имени сына Геракла Телефуса, излечившего свои раны соком этого растения.

Несмотря на указанные недостатки, рецензируемый «Справочник» является прекрасным пособием для специалистов, работающих с этой группой, и будет долго оставаться их настольной книгой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безделева Т. А. Crassulaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 214—235.

Бялт В. В. Конспект рода *Orostachys* Fisch. // Новости систематики высших растений СПб., 1999. Т. 32. С. 40—50.

Бялт В. В. Crassulaceae // Флора Восточной Европы. СПб., 2001. С. 249—285.

Краснов Е. А., Саратиков А. С., Суров Ю. П. Растения семейства толстянковых. Томск, 1979. 207 с.

Петровский В. В. *Crassulaceae* // Арктическая флора СССР. М., 1984. Вып. 9. Ч. 1. С. 9—18.

Пешкова Г. А. Crassulaceae // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 7. С. 152—168.

Berger A. Crassulaceae // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1930. S. 352—483.

Eggli U., Hart 't H., Nyffeler R. Toward a consensus classification of the *Crassulaceae* // Evolution and systematic of the *Crassulaceae*. Leiden, 1995. P. 173—192.

Hart 't H. Intrafamilial and generic classification of the *Crassulaceae* // Evolution and systematics of the *Crassulaceae*. Leiden, 1995. P. 151—158.

Jacobsen H. Das Sukkulentenlexikon. Kurze Beschreibung, Herkunftsangaben and Synonymie der sukkulenten Pflanzen mit Ausnahme der *Cactaceae*. Stuttgart, 1970. 589 S.

Jacobsen H. Das Sukkulentenlexikon. Kurze Beschreibung, Herkunftsangaben and Synonymie der sukkulenten Pflanzen mit Ausnahme der *Cactaceae*. Stuttgart, 1981. 645 S.

Mayuzumi S., Ohba H. The phylogenetic position of eastern asian *Sedoideae* (*Crassulaceae*) as inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences // Syst. Bot. 2004. Vol. 29. N 3. P. 587—598.

Praeger R. L. An account of the genus *Sedum* as found in cultivation // J. Roy. Hort. Soc. London, 1921. Vol. 46. P. 1—314.

Regnat H. The name *Sedum* // Sedum Society Newsletter. 2004. N 70. P. 76—80.

ИНФОРМАЦИЯ

УДК 004.738.52 : 58

© М. Г. Батурина, М. Б. Чернобаева

СПРАВОЧНО-ИНФОРМАЦИОННЫЕ И СПРАВОЧНЫЕ САЙТЫ ПО БОТАНИКЕ

M. G. BATURINA, M. B. CHERNOBAEVA. BOTANICAL REFERENCE AND INFORMATION DATABASES IN THE INTERNET

Библиотека Российской академии наук
199034 С.-Петербург, Биржевая линия, 1.
E-mail: bibliotekabin@mail.ru
Поступила 21.01.2007
Окончательный вариант получен 17.04.2007

Приведено около 210 адресов российских и зарубежных поисковых систем документов, адреса полнотекстовых электронных версий публикаций, сайты и порталы по разным областям ботаники, базы данных толковых и языковых (латинских) словарей, а также адрес таблиц Универсальной десятичной классификации, адреса стандартов по информации, библиотечному и издательскому делу.
Ключевые слова: ботаника, Интернет, порталы, сайты, базы данных, каталоги библиотек, библиографии, электронные версии изданий.

В 1989 г. в Европейской лаборатории физики частиц (CERN) в Женеве была создана World Wide Web, а уже в конце 2003 г. было зарегистрировано 60 млн доменных имен, причем 10.8 % всех сайтов составила научная тематика (Якимов и др., 2006). Базы, посвященные ботанической тематике, в том числе электронные версии справочников и словарей, необходимые в повседневной работе исследователей, многочисленны. Многие редкие книги, например некоторые книги линнеиады, переведены в электронную форму. Базы, в которых отражаются результаты современных исследований, позволяют ботаникам находить необходимую информацию по различным направлениям и, таким образом, быть в курсе самых последних достижений. Хорошо развита система разностороннего поиска книг и журнальных статей. Электронные каталоги многих зарубежных и крупных российских библиотек также способствуют поиску информации. Многие документы доступны в полнотекстовой форме.

В данной статье сделана попытка создать информационное сопровождение ботанических исследований по всем направлениям, кроме микологии, так как интернетные адреса этой науки представлены в работе О. В. Анисимовой и Т. Н. Барсуковой (2003). Вместе с тем существует библиографический указатель зарубежных справочников и баз данных по ботанике (Schmidt D. et al., 2006).

Адреса сайтов или баз данных часто меняются, а в поисковых системах, например google.ru, yandex.ru, можно выяснить новое их местоположение по точному названию, поэтому написание названий сайтов в данной статье воспроизведено так, как оно приведено на сайтах.

Порталы и библиографические базы данных, тематика которых отражена в специальных разделах статьи, помещены в эти разделы.

В конце статьи даны часто востребованные в научной работе интернетные адреса стандартов по информации, библиотечному и издательскому делу и таблиц Универсальной десятичной классификации.

Поисковые системы научных документов и библиографии

На специальных сайтах, осуществляющих поиск литературных источников, так же как в библиотечных каталогах онлайн, поисковые системы обычно стандартны. Основными элементами поиска являются автор, заглавие, ключевые слова. Кроме того, поисковыми элементами могут быть любые поля библиографического описания или сочетание слов из любой части библиографического описания. Во многих системах, особенно в российских каталогах, возможен управляемый поиск, в таком случае используются несколько критериев, объединенных операторами «и», «или», «не». В российских каталогах онлайн часто имеются словари, в таком случае запрашивается усеченное поисковое выражение, а словарь предоставляет все возможные варианты, по которым осуществляется поиск по данному критерию. Необходимо отметить, что поиск заглавия часто осуществляется по слову из заглавия, тогда оно является дополнительным поисковым ключевым словом. Поиск серии в некоторых случаях возможен в окне запроса заглавия. Часто предоставляется возможность запрашивать слова в усеченном виде, что увеличивает возможности поиска. Ключевые слова нередко являются словами из аннотации или из полного текста документа.

Универсальная научная поисковая система Scirus (http://www.scirus.com/srsapp). Осуществляет полнотекстовый поиск статей из журналов большинства крупных иностранных издательств (порядка 17 млн статей) и научных ресурсов (более 105 млн проиндексированных страниц). Поиск на сайте прост и удобен. Так, в результате запроса слова «Astragalus» открываются сведения о 30 992 случаях его нахождения во всем Интернете (из них 2829 в журналах) и список источников, затем после запроса слова «taxonomy» (из списка ключевых слов, автоматически появляющихся на экране или заказываемых в окне) сообщаются сведения о 2513 случаях одновременного нахождении терминов «Astragalus» и «taxonomy»; следующий раз, выбирая из вновь появляющегося списка ключевых слов «pollen», остается 442 слова из текстов источников.

Science Direct (http://www.sciencedirect.com). Один из электронных ресурсов издательства Elsevier. Имеет доступ к 1800 обзорным журналам, около 5 млн полнотекстовых статей, 60 млн рефератов статей, к ссылкам на статьи более 170 других издательств, а также к монографическим изданиям. Все аннотации, а в ряде случаев целиком тексты на ScienceDirect, доступны бесплатно, однако зарегистрированные пользователи имеют ряд преимуществ. Регистрация организаций на право бесплатного пользования осуществляется на сайте Научной библиотеки РФФИ (http://www.elibrary.ru). Руководство для пользователей сайта можно найти по адресам: http://www.neicon.ru/res/ScienceDirect _userguide.pdf и http://www.elsevier.ru. О сайте приводятся подробные сведения в статье А. М. Фишера (2004).

SpringerLink (http://springerlink.com). Электронный ресурс издательства Springer-Verlag. В состав издательства входит 70 издательских компаний в 16 странах. Ежегодно выпускает 700 журналов и более 4000 новых книг. На сайте осуществляется полнотекстовый поиск журналов, выпущенных издательством. Регистрация организаций на право бесплатного пользования осуществляется на сайте Науч-

ной библиотеки РФФИ (http://www.elibrary.ru). Если организация зарегистрирована, пользователю нужно зарегистрироваться лично. Тогда он будет иметь доступ к полнотекстовым статьям, иметь возможность бесплатно получать электронные оповещения о новых статьях по ключевым словам. Также можно получать извещения о новых книжных сериях и о новых материалах по интересующей теме, отправленных в печать. О сайте приводятся подробные сведения в статье Фишера (2004).

BlackwellSynergy (http://www.beackwell-synergy.com). Имеет доступ к более чем 900 тыс. статей из 874 ведущих журналов. Регистрация организаций на право бесплатного пользования также осуществляется на сайте Научной библиотеки РФФИ (http://www.elibrary.ru).

E-Journals of Harvard university (http://www.huh.harvard.edu/libraries/index.html).

Cambridge journals online (http://www.journals.cambridge.org).

Science citation index expanded. Сайт охватывает более 5 800 журналов по естественным наукам с 1991 г. до настоящего времени.

Chemical abstract. Ресурс доступен для читателей некоторых крупных библиотек.

Научная электронная библиотека Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ)

Возможность доступа к Научной электронной библиотеке (НЭБ) РФФИ (http://www.elibrary.ru) зависит от того, зарегистрирована ли организация, в которой работает пользователь, поскольку ее ресурсы ограничены определенными диапазонами IP-адресов. В настоящее время через РФФИ осуществляется регистрация на сайтах издательств, перечисленных на страницах НЭБ. На сайте доступны оглавления российских журналов, русские и английские аннотации к статьям и пристатейные библиографии.

В будущем поиск документов будет возможен по Российскому индексу научного цитирования (РИНЦ), который будет представлять собой информационный продукт, в котором собирается и обрабатывается полная библиографическая информация о журнальных статьях. РИНЦ будет позволять находить как публикации, цитируемые в отдельно взятой статье, так и публикации, цитирующие эту статью по принципу *Science citation index.*

Электронные каталоги библиотек

В настоящее время практически все крупные мировые библиотеки создали в сети Интернет свои электронные каталоги, благодаря которым можно быстро найти информацию о наличии необходимых книг и периодики в фондах той или иной библиотеки. При недостатках в России комплектования книгами и журналами существование электронных каталогов российских библиотек особенно актуально. На сайтах многих библиотек имеется доступ к электронным версиям монографических и периодических изданий. Ниже приводим наиболее полезные для ботаников каталоги.

Библиотека по естественным наукам РАН (БЕН) (http:www.benran.ru). На сайте Библиотеки доступны каталоги книг; каталоги периодических изданий с 1994 г. с указанием томов, хранящихся в БЕН.

Российская национальная библиотека (РНБ) (http://www.nlr.ru). На сайте доступны следующие электронные каталоги: каталоги книг на русском, белорусском и украинском языках с 1980 г.; каталоги книг на иностранных языках с 1994 г.; генеральный алфавитный каталог книг на русском языке (1725—1998 гг.) в виде электронных копий карточного каталога РНБ; каталог периодических и продолжающихся изданий на русском, украинском и белорусском языках (1728—), с указаниями переименований изданий и периодами их существования (данные о наличие томов в РНБ не представлены).

Российская государственная библиотека (РГБ) (http://www.rsl.ru). Представляет интерес единый электронный каталог книг на русском языке и языках народов РФ с 1980 г.; на иностранных языках с 1986 г.; каталог диссертаций с 1994 г.; авторефератов диссертаций с 1986 г.

Центральная научная сельскохозяйственная библиотека РАСХН (ЦНСХБ) (http://www.cnshb.ru). На сайте имеются электронные каталоги книг, журналов, диссертаций.

The Library of Congress of USA (Библиотека Конгресса США) (http://catalog.loc.gov). В онлайн-каталоге, работающем в режиме свободного доступа, содержится около 12 млн библиографических описаний книг, сериальных изданий, рукописей и т. д. Существует возможность поиска по другим электронным каталогам через интерфейс (например, каталоги университетов США, Канады и Австралии). О каталоге приводятся подробные сведения в статье Фишера (2004).

The Kew library (http://www.kew.org/library/index.html). В электронном каталоге доступны 145 тыс. описаний книг, брошюр и неопубликованных документов. Из 4 тыс. периодических изданий, хранящихся в Библиотеке Кью, около 700 имеют доступ в электронном каталоге.

Library of the Missouri botanical garden (http://www.mobot.org/mobot/molib). В фондах библиотеки хранится около 160 300 томов монографий и журналов.

Library of the New York botanical garden (http://opac.nybg.org/screens/opacmenu.html).

National agricultural library USA (http://agricola.nal.usda.gov).

Library of the Natural history museum, London (http://www.nhm.ac.uk/research-curation/library/botany-library/index.html). Кроме электронного каталога книг имеются электронные версии некоторых журналов.

Единовременный поиск по электронным каталогам России и зарубежных стран, в том числе РГБ, ГПНТБ, БЕН, МГУ, ЦНСХБ и др. (http://www.sigla.ru). Система имеет формы «Простого» и «Расширенного» поиска.

Karlsruher virtueller Katalog (Германия) (http://www.ubka.uni-karlsruhe.de/kvk.html). Доступен поиск литературы в электронных каталогах крупнейших библиотек более чем 20 стран мира (в том числе Российской гос. библиотеки). Поисковая система общая для всех каталогов.

Поисковые системы научных изданий и библиографии по ботанике

Electronic sites of leading botany, plant biology and science journals (http://www.e-journals.org). Портал объединяет ресурсы более 1 тыс. журналов. Поиск статей возможен по оглавлениям номеров иностранной периодики; имеется доступ к аннотациям и часто к текстам статей.

Kew bibliographic database (http://www.kew.org/bibliographies/KR/KRHomeExt.html). На сайте доступен поиск литературы по сосудистым растениям по 3 базам данных: *KR — The Kew record of taxonomic literature* (около 200 тыс. библиографических описаний документов по систематике и близким к ней проблемам с 1971 г.) (The Kew.., 1971—), PMBD — *The plant micromorphological bibliographic database* (около 90 тыс. библиографических описаний документов по всем аспектам анатомии, включая онтогенез, ультраструктуру, палеоботанику, эмбриологию, анатомию семян и микротехнику) и *EBBD — The economic botany bibliographic database* (300 тыс. библиографических описаний документов на публикации о полезных растениях).

TL-2 online (http://tl2.idcpublishers.info). Сайт бесплатно доступен только для членов IAPT. Является версией «Taxonomic literature, 2nd edition» (Stafleu, Cowan, 1976—1988) с дополнениями (Stafleu, Mennega, 1992—) (см. ниже: *Index of botanical publications*)

Index of botanical publications (http://cms.huh.harvard.edu/databases/publication_index.html). На сайте Гарвардского университета доступен поиск документов из TL2, из BPH1 (1968) и BPH2 (2004). Поиск возможен также по ISBN, ISSN.

Поиск в базе из TL2 возможен по автору и/или заглавию или по сокращенному варианту заглавия. Для каждого автора приводятся некоторые данные, как, например, даты жизни, места хранения гербариев, краткие библиографические описания с указанием дат публикаций, переизданий и принятыми сокращениями приведенных работ. Не все персоналии и описания работ, опубликованные в справочнике, представлены в базе.

The index to American botanical literature (http://opac.nybg.org). База данных доступна на сайте Нью-Йоркского ботанического сада. Включает описания документов по различным аспектам ботаники и палеоботаники американских растений и грибов с 1995 г.

Research & development treesearch (http://www.treesearch.fs.fed.us) на сайте United State department of agriculture. В онлайн-режиме в формате pdf доступны полные тексты книг и статей из журналов по дендрологии (7 тыс. документов).

Bibliography of succulent plant periodicals (http://www.bcss.org.uk/period.html).

Recent literature on lichens (http://www.toyen.uio.no/botanisk/bot-mus/lav/sok_rll.htm). Библиография включает 24 тыс. документов.

Guide to the plant species descriptions published in seed lists from botanic gardens for the period 1800—1900 (http://www.nationaalherbarium. nl/seedlists).

Bibliography of dendrochronology (http://www.01.wsl.ch/dendrobiblio /index.html). Библиография включает 11 тыс. документов с 1737 г.

Библиографии по ботанике в российском Интернете

На портале *Биодат* доступны следующие библиографии:

Флора Средней России: Аннотированная библиография (http://www.biodat.ru/db/intro/biblio.htm). Электронная версия одноименного издания (Флора.., 1998, 2002, 2006).

Библиография научных работ в заповедниках и национальных парках за 1992—1997 годы, более 1500 ссылок (http://www.biodat.ru/db/oopt/ref/bib.php).

Рефераты научных работ в заповедниках и национальных парках (http://www.biodat.ru/db/oopt /ref/ref.php).

Основные литературные источники по проблеме сохранения биоразнообразия природных экосистем России (http://www.biodat.ru/doc/biodiv/part9.htm).

Основные библиографические источники по флоре и растительности Юго-Востока (http://nature.vspu.ru/bibl/bibliog.html) *и Ботаническая библиография по Юго-Востоку* (http://nature.vspu.ru/bibl/bibl_a.html).

Русская лихенологическая библиография (2097 описаний документов) (http://nature.vspu.ru/lichens/bibl/index.html).

Лекарственные растения Сибири (библиография). В библиографию включены отечественные книги и статьи 1927—1998 гг. (http://www.prometeus.nsc.ru/archives/exhibits/medpl.ssi).

Аннотированная библиография по лесам (http://www.biodat.ru/chm/les/biblio.htm).

Специалисты по биоразнообразию (http://www.biodat.ru/db/persons/index.htm). Сделана попытка создать аннотированные библиографические списки работ ученых. Имеются инструменты для самостоятельного размещения рефератов публикаций.

Журнал *Turczaninowia.* Статьи полностью доступны в Интернете (http://www.asu.ru/research/garden/turczaninowia.ru.shtml). (Turczaninowia, 1998—).

На сайте *Московского государственного университета* (http://herba.msu.ru) представлены: Herba: Электронный журнал; Каталог новых русских книг по ботанике (http://herba.msu.ru/russian/books); Оглавления номеров журналов за последние годы и резюме статей на английском языке: Arctoa: a journal of bryology; Bulletin of Moscow society of naturalists. Biological series; Journal of general biology; Komarovia; Krylovia: a Siberian botanical journal; Mycology and phytopathology; Journal of Russian phytopathological society; Algologia; International journal on algae; Algological electronic newsletter.

На сайте *Русского ботанического общества* (http://binran.ru/rbo/index.htm) помещены оглавления номеров «Ботанического журнала» с 2000 г., журнала «Растительность России» с 2001 г.

Печатные издания в Интернете

The online books page (http://onlinebooks.library.upenn.edu). С помощью поисковой системы бесплатно доступны электронные версии свыше 25 тыс. книг любой тематики.

Sammlungen Online zugänglicher botanischer Werke / Online collections of botanical literature (http://www.bgbm.org/bgbm/library/botlit-www.htm). Портал объединяет электронные версии редких книг и справочных изданий по ботанике.

Pre-Linnean or Linnean на сайте Библиотеки Ботанического сада Кью (http://www.rbgkew.org.uk/library/e-resources.html).

Digitized collections на сайте Библиотеки Миссурийского ботанического сада (http://www.mobot.org/mobot/molib). Выложены 63 редкие книги.

Digital library на сайте Библиотеки Нью-Йоркского ботанического сада (http://library.nybg.org/library/page1.php). Доступны отсканированные тексты некоторых редких и старых монографий, изданных преимущественно в XIX в. (поиск производится через ввод слов или их сочетаний, содержащихся в источнике).

Curtis's botanical magazine (1787—1807) (http://www.nal.usda.gov/curtis/index.shtml). Версия одноименного издания.

Порталы по ботанике

Биодат (Электронный журнал «Природа России») (http://www.biodat.ru). В июне 2006 г. в 154 разделах содержалось 1566 ресурсов. На сайте имеются инструменты для самостоятельного размещения собственных наблюдений, заметок, комментариев, тематических библиографий, сведений о себе и своем опыте.

Ресурсы Интернета по ботанике (http://www.uniyar.ac.ru/projects/bio/NETEXILE/netexile_menu.htm).

Ботаника в Интернете (http://www.vspu.ru/~taurus/links/botlinks.html).

Российская ботаника в сети (http://www.herba.msu.ru/links) на сервере Московского гос. университета Herba.

Ботанический Петербург — путеводитель (http://botguide.spb.ru/index.html).

Internet resources botany: taxonomy, systematics, plant geography (http://www.bgbm.fuberlin.de/BGBM/library/virtual.htm). Полезный портал Ботанического сада и Ботанического музея Берлина.

Internet directory for botany — IDB (http://www.botany.net/IDB) и (http://www.helsinki.fi/kmus/botflor.html). Считается лучшим ботаническим порталом. Поиск по нему удобен, так как осуществляется с помощью предметных рубрик.

Botanisches Webportal (http://www.botanic.ch).

Data and publication: *Botanical information from Kew and beyond* (http://www.kew.org/data/index.html).

Scott's botanical links — Subject index (http://www.ou.edu/cas/botany-micro/bot-linx/subject).

Global biodiversity information facility (GBIF): Prototype internet data portal (http://www.secretariat.gbif.net/portal/index.jsp).

Germplasm resources information network (http://www.ars-grin.gov/npgs). Портал USDA (United States Department of Agriculture).

Mycology/Lichenology — WWW sites of interest (http://www.mycology.net/index_frameset.html).

Biodiversity and biological collections (http://www.biocollections.org). Содержит сведения о сайтах по разным разделам ботаники.

Ecology WWW page: List of WWW sites of interest to ecologists (http://pbil.univlyon1.fr/Ecology/Ecology-http://WWW.html).

Natural selection (http://nature.ac.uk).

Базы данных по номенклатуре растений[1]

Подробный критический обзор некоторых из приводимых ниже баз данных можно найти в статьях С. А. Баландина и др. (2000), Т. А. Остроумовой и др. (http://...).

****International plant names index* (IPNI) (http://www.ipni.org). На сайте осуществляется поиск первых упоминаний названий растений на основе трех источников: Index kewensis...([1893]—1895); Index kewensis...Suppl.(1901—); Gray card index; The Australian plant name index (Chapman, 1991). Электронная версия дает возможность делать запросы по названию таксона разного ранга; всех видов, описанных определенным автором, или всех видов, описанных в запрашиваемом журнале и др.; также возможен поиск по комбинации нескольких параметров. Но в базе нет некоторых примечаний, которые имеются в Index kewensis (географических сведений, а для новых комбинаций базионимов). Кроме сайта IPNI имеются самостоятельные сайты: Gray card index (http://www.herbaria.harvard.edu/data/gray) (сайт Гарвардского университета), содержащего сведения о растениях Америки и Гренландии, Australian plant name index (http://155.187.10.12:80/cpbr/data-bases/apni.html) отличаются от базы IPNI (Остроумова и др., http://...).

На сайте IPNI также возможен поиск по двум базам данных: 1) база по общепринятым сокращениям фамилий авторов таксонов; результатом поиска является полная фамилия, имя, отчество (или инициалы) и даты жизни. База создана на основе издания «Authors of plant names» под редакцией R. K. Brummit и др. (Authors.., 1992); 2) база данных по сокращенным и полным названиям монографических и периодических изданий, цитируемых на сайте IPNI.

Vascular plant family nomenclature: *Links to other sites* (http://www.life.umd.edu /emeritus/reveal/PBIO/fam/famfind.html). Портал, созданный James L. Reveal (Университет Мэриленда), объединяет сайты по номенклатуре растений.

Vascular plant families and genera (http://www.rbgkew.org.uk/data/vascplnt.html). База данных Ботанического сада Кью является версией одноименного справочника, составленного R. K. Brummitt (Vascular.., 1992). В отличие от справочника, где названия родов расположены в алфавитном порядке, на сайте список родов дан внутри семейства. В базе нет данных о системах растений, которые приведены в конце справочника. Принятый род пишется жирным шрифтом. Синоним дается курсивом и через знак «=» — принятый род. Указывается номенклатурный статус синонима.

Names in current use for extant plant genera, Electronic version (NCU-3) (http://www.bgbm.org/iapt/ncu/genera/Default.htm). База данных на сайте Ботанического сада и Ботанического музея Берлина является версией одноименного издания, составителями которого являются W. Greuter и др. (Names in.., 1993). Содержит данные о номенклатуре 28 тыс. родов растений и грибов, принятой на данный период. Поиск можно проводить по названию рода; выдаваемая информация: название рода, автор, ссылка на место и дату публикации, данные о типе и список вышестоящих таксонов.

****W³TROPICOS* (http://mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html). На сайте Миссурийского ботанического сада для каждого запрашиваемого названия вида сосу-

---

[1] Базы данных, анализ которых имеется в статье Баландина и др. (2000), помечены значком *, Остороумовой и др. (http://...) — значком **, в тех случаях, когда анализ имеется в обеих статьях, базы отмечены ***.

дистых растений обычно доступны сведения об авторе вида, информация о типе, о вышестоящих таксонах, о базиониме, о другом использовании этого названия, о синонимии, о гомонимах, о внутривидовых таксонах; список гербарных образцов и карта распространения вида. Для вида, рода, базионима и вышестоящего таксона дается место публикации.

Provisional global plant checklist (http://www.bgbm.org/IOPI/GPC/default.asp). Сайт Ботанического сада и Ботанического музея Берлина (партнер сайта Species 2000). Поиск осуществляется по названию рода. В результате поиска доступен список видов этого рода, каждый вид гиперссылкой связан с данными об этом виде: автор таксона; место издания; статус; семейство, к которому принадлежит вид; источник, из которого взяты сведения. Кроме того, можно осуществить поиск видов из списка источников (например, Vascular plants of Russia and adjacent countries as of 26.10.96). Если запрашивать список видов только из источника, то достаточно в окне «таксон» указать 3 начальные буквы названия, после чего появляется список всех видов в алфавитном порядке.

****Index nominum genericorum* (http://ravenel.si.edu/botany/ing). База является электронной версией одноименного издания под ред. E. R. Farr et al. (Index nominum.., 1979) и дополнений к нему. «Поиск можно проводить по названию рода или его части; выдаваемая информация: название рода, автор, ссылка на публикацию, номенклатурный статус (например, nom. cons. или validly published), таксономическое положение рода, дата обновления; для многих родов указаны типовые виды. Названия, используемые в настоящее время по книге Names in Current Use (1993), помечены знаком [C]» (Остроумова и др., http://...).

****Indices nominum supragenericorum plantarum vascularium* (http://www.life.umd.edu/emeritus/reveal/pbio/fam/inspvindex.html). Автор базы James L. Reveal (Университет Мэриленда). Для каждого из учтенных в базе родов составлен список законно опубликованных надродовых названий, известных с 1753 г., основанных на названии этого рода. Каждое название является самым ранним из валидных и законных, обнаруженных до настоящего времени (Баландин и др., 2000).

Higher taxa based on family names in current use (http://www.life.umd.edu/emeritus/reveal/PBIO/fam/highname.html). Автор базы James L. Reveal (Университет Мэриленда).

Vascular plant family nomenclature (http://www.life.umd.edu/emeritus/reveal/PBIO/fam/revfam.html). Автор баз James L. Reveal (Университет Мэриленда). Среди представленных баз: 1) *Vascular plant family nomenclature: First place of publication of conserved names* (http://www.life.umd.edu/emeritus/reveal/PBIO/fam/confirst.html). Пример предоставляемых данных: ***Acanthaceae*** Durande, Notions Elém. Bot. 265. 1782 (Acanthi); 2) *Vascular plant family nomenclature: names in current use* (http://www.life.umd.edu/emeritus/reveal/PBIO/fam/confirst.html). Пример предоставляемых данных: ***Acanthaceae*** Durande, Notions Elém. Bot. 265. Feb.-Aug. 1782 (Acanthi), nom.cons.

***Species 2000 and ITIS catalogue of life*: 2005 annual checklist (http://www.sp2000.org/AnnualChecklist.html). По мнению авторов, их проектом на момент создания этой базы охвачено около трети известных науке видов организмов. Всего представлено 527 тыс. видов: их принимаемые названия, синонимы и внутривидовые таксоны. Опубликована рецензия на одноименный CD-ROM Д. Д. Соколовым (2006).

Index to scientific names of organisms cited in the Linnaean dissertations (http://128.2.21.109:591/disind/disindsearch.html).

**IAPT registration of plant names database* (http://www.bgbm.fu-berlin.de/registration/QueryForm.htm). В этой базе дана информация о зарегистрированных Секретариатом по регистрации растений названиях растений, в ней содержатся указания на базионимы для новых комбинаций (Баландин и др., 2000).

World economic plants (http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/taxecon.pl). Сайт составлен на основе справочника о полезных растениях (Wiersema, León, 1999). По сравнению со справочником на сайте имеются более подробные данные о растениях и ссылки на публикации, из которых даны сведения об их полезных свойствах.

**Database of flora europaea* (http://rbg-web2.rbge.org.uk/FE/fe.html). Названия сосудистых растений четко разделены на принимаемые и синонимы, хотя последние приведены не все. Указано распространение некоторых видов по европейским регионам (Баландин и др., 2000).

Index of mosses (http://www.mobot.org/MOBOT/tropicos/most/iom.shtml). База Миссурийского ботанического сада содержит информацию о номенклатуре более 90 тыс. мхов, содержит 16 тыс. библиографических описаний документов и 37 тыс. описаний видов.

Index nominum algarum (INA) (http://ucjeps/berkeley.edu/INA.html). База Университета Беркли содержит информацию об около 200 тыс. номенклатурных названий водорослей, а также библиографический обзор по их систематике.

Catalogue of New World grasses (Poaceae) (http://mobot.mobot.org/Pick/Search/nwgc.html). База данных на сайте Миссурийского ботанического сада.

ILDIS — International legume database & information service (http://www.ildis.org).

Информационный центр по зонтичным (http://www.umbelliferae.cs.msu.su/index.php?menu_item_id=9).

Базы данных по кодексам ботанической номенклатуры

International code of botanical nomenclature (St. Louis Code) (http://www.bgbm.org/iapt/nomenclature/code/default.htm) или *Botanical nomenclature, types & standard reference works* (http://persoon.si.edu/botlinks/dhntyp.htm).

Conserved plant names: proposals and disposals (http://persoon.si.edu/codes/props/index.cfm). База данных содержит предложения по номенклатуре растений и ее узакониванию с 1892 г. по настоящее время (с 1954 г. такие предложения публикуются в журнале «Taxon»).

Морфология и систематика

Angiosperm phylogeny website: Links (http://www.mobot.org/MOBOT/ Research/APweb/welcome.html). Портал с базами данных по таксономии на сайте Миссурийского ботанического сада.

Angiosperm phylogeny website (http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/welcome.html). Автор базы данных P. F. Stevens (Миссурийский ботанический сад). База пополняется, а с 2005 г. автор приступил к обработке голосеменных растений. Доступна систематика порядка, семейства и нижестоящих таксонов (по систематике родов и нижестоящих таксонов данные отсутствуют). Кроме кратких описаний таксонов приводится номенклатурный статус, синонимия, карты распространения, изображения растений.

The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval (http://delta-intkey.com/angio). База данных L. Watson (Австрия) and M. J. Dallwitz.

**Concordance of angiosperm family names* (http://www.life.umd.edu/emeritus/reveal/pbio/usda/usdaindex.html). Автор базы James L. Reveal (Университет Мэриленда). В базе приведено соответствие названий семейств цветковых в семи системах классификации покрытосеменных (Angiosperm Phylogeny Group.-II, A. Cronquist, R. Dahlgren, J. Reveal, P. F. Stevens, R. Thorne и А. Л. Тахтаджяна).

***Flowering plant gateway* (http://www.csdl.tamu.edu/FLORA/newgate/cronang.htm). База данных на сайте Техасского университета. Приведены 4 системы классификации (A. Cronquist, R. Thorne, А. Л. Тахтаджяна и Angiosperm phylogeny group). Для каждого семейства предлагается список сайтов в Интернете, на которых есть информация по систематике запрашиваемого семейства.

Inside wood database (http://insidewood.lib.ncsu.edu/search/index.cfm?e=searchmodern).

Лихенологические ресурсы (http://www.lichenfield.com). Российская база данных содержит данные о систематике, ключи, изображения лишайников; имеется обширная библиография.

Myconet: *an electronic and printed journal devoted to the development of fungal classifications* (http://www.fieldmuseum.org/myconet). Система аскомицетов и лихенизированных грибов. Имеется библиография по систематике.

Изображения растений

Botanical image databases (http://www.science.siu.edu/plant-biology/Faculty/nickrent/BotImages.html). Портал объединяет базы, на которых имеются изображения растений.

Google — images (search) (http://www.google.com/imghp?hl=en&tab=wi&ie=UTF-8). В поисковой системе google по названию таксона доступно его изображение.

Изображение видов доступно на сайте *Миссурийского ботанического сада* (http://mobot.mobot.org/W3T/Search/image/imagefr.html).

Digital flowers (http://www.life.uiuc.edu/plantbio/digitalflowers/index.htm).

Botanical illustrations — A selected bibliography (http://www.library.wwu.edu/ref/subjguides/botill.htm). Библиография составлена Вашингтонским университетом к симпозиуму, посвященному ботанической иллюстрации (1999 г.).

Базы данных по эволюции и филогении

Проблемы эволюции (http://macroevolution.narod.ru). Сайт имеет следующие разделы, содержащие полнотекстовые документы: Тематические обзоры важнейших проблем эволюционной теории; Библиотека по тематическим разделам по проблемам эволюции; Палеонтологические базы данных и программное обеспечение для эволюционных исследований. Имеется форум.

Phylogeny programms evolution (http://evolution.gs.washington.edu/phylip/software.html). Объединяет множество баз данных и серверов по филогении растений (234 пакета и 34 сервера). Автор сайта предупреждает, что не все базы являются качественными и полезными.

Флоры и определители

Панарктическая флора/Panarctic flora project. База доступна на сайте Ботанического института РАН (http://www.binran.spb.ru/projects/paf/index.htm).

Биоразнообразие России. База доступна на сайтах Ботанического и Зоологического институтов РАН (http://www.binran.spb.ru/biodiv/index.htm), (http://www.zin.ru/biodiv/plantae.htm).

Биоразнообразие Дальневосточного региона. База доступна на сайте Биодат (http://www.biodat.ru/db/dv/index.htm).

Грибы Российской Арктики. База доступна на сайте Ботанического института РАН (http://www.binran.spb.ru/infsys/ra_fun/index.htm).

Лишайники Российской Арктики. База доступна на сайте Ботанического института РАН (http://www.binran.spb.ru/infsys/ra_lich/index.htm).

Атлас распространения грибов и миксомицетов России. База доступна на сайте Ботанического института РАН (http://www.binran.spb.ru/infsys/fun_map/index.htm).

Флора мхов Чукотки. База доступна на сайте Ботанического института РАН (http://www.binran.spb.ru/infsys/chubrio/index.htm).

eFloras (http://www.efloras.org/index.aspx). Электронная версия Флор: Annotated checklist of the flowering plants of Nepal; Flora of Chile; Flora of China; Flora of Missouri; Flora of North America; Flora of Pakistan; Moss flora of China; Trees and shrubs of the Andes of Ecuador; Ornamental plants from Russia and adjacent states of the former Soviet Union.

Floras, European floras, Asian floras, American floras, African floras, Australian floras на сайте *The Kew library* (http://www.rbgkew.org.uk/library/e-resources.html). Имеются библиографические описания Флор. Через гиперссылки доступны краткие сведения об изданиях.

Euro+Med PlantBase (http://www.euromed.org.uk). Проект базы данных сосудистых растений Европы и Средиземноморья, в том числе части Российской Арктики за пределами Flora europaea, Канарские острова и о-в Мадейра, а также Кавказ, но не включает Западный Казахстан. База связана с другими соответствующими базами данных (European science foundation European documentation system, Flora europaea, MedChecklist, Flora of Macaronesia и около 40 стан-

дартных опубликованных флор Европы и Средиземноморья). Для таксонов приводятся следующие данные: научное название с цитируемым автором, место публикации, базионим, избранные синонимы, распространение на территориальном уровне, статус встречаемости, эндемизм (Уотила, 2005). База пополняется. Имеется доступ к базе Euro+Med PlantBase distribution database (http://www.euromed.helsinki.fi/euromed/start.htm).

Atlas florae europaeae (http://www.fmnh.helsinki.fi/english/botany/ afe/index.htm).

Flora iberica (http://www.rjb.csic.es/floraiberica).

Flowering plant family identification (ActKey) (http://www.colby.edu/info.tech/ BI211/info.html). Ключ для определения семейств по задаваемым признакам.

ActKey (http://flora.huh.harvard.edu:8080/actkey). Ключ для определения растений по задаваемым признакам из предлагаемого перечня монографий.

Flora Web (Daten und Informationen zu Wildpflanzen und Vegetation Deutschlands) (http://www.floraweb.de).

Цитосистематика

**Index to plant chromosome numbers* (http://mobot.mobot.org/W3T/Search/ ipcn.html). Индекс хромосомных чисел сосудистых растений, печеночных и листостебельных мхов создан в Миссурийском ботаническом саду на основе продолжающегося печатного издания «Index to plant chromosome numbers», выходящего с 1981 г. (Index to.., 1981—). Названия таксонов даются по оригинальным публикациям, без учета синонимов.

Index to chromosome numbers in Asteraceae (http://www-asteraceae.cla.kobe-u.ac.jp/ search.html).

Молекулярная биология и систематика

Методы, информация и программы для молекулярных биологов (www.molbiol.ru). На сайте имеется форум.

Сайт *Белозерского института физико-химической биологии МГУ* (http://www.genebee.msu.ru/emb.html).

Сайт *Объединенного центра вычислительной биологии и биоинформации* (http://www.jcbi.ru/bd/index.shtml). На сайте доступны: Биоинформационные базы (База данных по молекулярно-биологическим данным, База данных по программам обработки генетических последовательностей); Молекулярно-биологические базы (База данных по расчетам гидратации пептидов, База данных по siRNA).

Consortium for the barcode of life. A global standard for identifying biological specimens (CBOL — консорциум по ДНК-штрихкодированию) (http://barcoding.si.edu).

Canadian centre for DNA barcoding (http://www.dnabarcoding.ca). База лаборатории по ДНК-штрихкодированию в Канаде.

Plant DNA C-values database (http://www.rbgkew.org.uk/cval/ homepage.html). База данных по молекулярной биологии растений Ботанического сада Кью.

Classical and molecular systematics (http://www.biologie.uni-hamburg.de/bzf/syst/kms.htm).

Visualizing phylogenetic trees and linking them to databases (http://atol.sdsc.edu/pi_meeting/pi_presentations.html).

EMBL nucleotide sequence database (http://www.ebi.ac.uk/embl/index.html).

GenBank (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi).

DNA database of Japan (DDBJ) (http://www.ddbj.nig.ac.jp/searches-e.html).

PubMed (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi). Поисковая система медицинской литературы; имеются ссылки на публикации биохимической и молекулярной тематики.

Палинология

На сайте *Лаборатории палинологии Ботанического института РАН* (http://www.polba.binran.ru) имеются изображения пыльцы.

PalDat — Palynological database (http://paldat.botanik.univie.ac.at). На сайте помещены 7165 изображений пыльцы 983 видов растений, принадлежащих к 591 семейству.

University of Arizona catalog of Internet pollen and spore images (http://www.geo.arisona.edu/palynology/index.html).

Global pollen database (GPD) (http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/gpd.html).

На сайте *Университета Упсалы* можно найти изображения пыльцы (http://www.kv.geo.uu.se/pollen/A) или (http://pollen.anu.edu.au/pollensearch.phtml).

Fossil & surface pollen data (http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/pollen.html).

Berkeley geography website (http://geography.berkeley.edu/ProjectsResources/PollenKey/pollen.html).

Department für Palinologie & strukturelle Botanik: links на сайте Faculty center botany ′former Institute of botany and Botanical garden of the University of Vienna (http://www.botanik.univie.ac.at/em/index_layer.php?datei=10).

Палеоботаника

Links for paleobotanists (http://www.uni-wuerzburg.de/mineralogie/palbot1.html).

Охрана растительного мира

Красная книга России. Растения. База доступна на сайте Биодат (http://www.biodat.ru/db/rbp/index.htm). Электронная версия Красной книги Российской Федерации (Красная.., 1988).

Красная книга растений Байкальского региона на сайте Ботанического сада Иркутского гос. университета (http://bogard.isu.ru/cbd/redlist /redlistbaikal.htm).

Сохранение редких и исчезающих видов растений и антропогенная трансформация флоры урбанизированных территорий (http://www.binran.spb.ru/projects/nwr_urbflo/index.htm).

Состояние биоразнообразия природных экосистем России (http://www.biodat.ru/doc/biodiv/index.htm).

Краткий справочник по заповедникам и национальным паркам. База доступна на сайте Биодат (http://www.biodat.ru/db/oopt/adr.htm).

ООПТ всех категорий по административным районам всех субъектов. База доступна на сайте Биодат (http://www.biodat.ru/db/oopt/all/index.htm).

Информационные ресурсы по ООПТ. База доступна на сайте Биодат (http://de.msu.ru/~vart/doc/gef/IRC0.html).

Площади заповедников с 1917 г. База доступна на сайте Биодат (http://www.biodat.ru/db/oopt/s_oopt.php).

Информационные ресурсы по живой природе и биоразнообразию. База доступна на сайте Биодат (http://www.sci.aha.ru/biodiv/npd/index.htm).

Biodiversity and conservation на сайте Библиотеки Кью (http://www.rbgkew.org.uk/library/e-resources.html). Доступны библиографические описания монографий. Предоставляется возможность получить дополнительные сведения о книгах.

Геоботаника[2]

Компьютерное и информационное обеспечение геоботанических исследований (http://www.impb.ru/index.php?id = div/spm/database#forus). Состоит из следующих баз: БД геоботанических описаний (FORUS); БД лесотаксационных описаний (Tax); БД онтогенетических исследований древесных популяций (Ontogeny); Комплекс справочных баз данных по свойствам видов растений (GeoBot); Синтаксономическая БД (Prodromus).

Checklist of online vegetation and plant distribution maps (http://www.lib.berkeley.edu/EART/vegmaps.html). Библиография составлена в Университете Беркли (Калифорния).

Syntaxonomisch biologisch systeem (Alterra, Wageningen) (http://www.synbiosys.alterra.nl). Сайт используется для интерпретации геоботанических описаний и уточнения авторства синтаксонов.

Физиология растений

Photosynthesis and the Web (http://photoscience.la.asu.edu/photosyn/photoweb/default.html). Портал объединяет базы данных по фотосинтезу.

Другие сайты

Справочник растений (http://www.cnshb.ru/AKDiL/0016/default.shtm). База данных составлена на основе справочника Е. В. Вульфа и О. Ф. Малеевой (1969).

Лесные травянистые растения. Биология и охрана: Справочник (http://www.cnshb.ru/AKDiL/0046/default.shtm). Справочник подготовлен на основе одноименного издания (Алексеев и др., 1988).

---

[2] См. также статью А. Б. Новаковского (2006).

Луговые травянистые растения. Биология и охрана: Справочник (http://www.cnshb.ru/AKDiL/0047/default.shtm). Справочник подготовлен на основе одноименного издания (Губанов и др., 1990).

Виды — интродуценты. База доступна на сайте Биодат (http://www.biodat.ru/db/intro/plant.htm).

Продуктивность экосистем Северной Евразии. База доступна на сайте Биодат (http://www.biodat.ru/db/prod/index.htm).

Medicinal plants. База доступна на сайте Библиотеки Кью (http://www.rbgkew.org.uk/library/e-resources.html). На сайте доступны библиографические описания документов, некоторые из документов размещены в Интернете.

National invasive species information center (http://www.invasivespeciesinfo.gov/plants/journals.shtml).

PloS Biology: a peer-reviewed, open-access journal from the Public library of science (http://www.plosbiology.org). На сайте доступны документы по всем областям биологии от молекул до экосистем.

Section of comparative and ecological phytochemistry: links (http://www.phytochemie.botanik.univie.ac.at) на сайте Faculty center botany former Institute of botany and Botanical garden of the University of Vienna.

Учреждения и сведения о ботаниках

Каталоги ботанических коллекций в Интернете (сосудистые растения) (http://umbelliferae.cs.msu.su/index.php?menu_item_id = 7) (информация до 2001 г.). Автор проекта Т. А. Остроумова. Разделы каталога: Коллекции живых растений в ботанических садах; Списки семян ботанических садов. — Анализ представленных ресурсов можно найти в статье Т. А. Остроумовой (2000).

Ботанические коллекции России и сопредельных государств (http://garden.karelia.ru/look/index.shtml).

Организации, располагающие информацией о биоразнообразии. База доступна на сайте Биодат (http://www.biodat.ru).

Botanic gardens conservation international — The gateway to the world's botanic gardens (http://www.bgci.org.uk).

***The Index of botanists* (http://cms.huh.harvard.edu/databases/botanist_index.html). На сайте Гарвардского университета по фамилиям систематиков растений или по фамилиям коллекторов можно найти краткие сведения о местах хранения ботанических коллекций; изданий, в которых имеются сведения о ботаниках; основные библиографические ссылки на их работы. На сайте возможен ввод собственных данных.

World taxonomists database (ETI) (http://www.eti.uva.nl/tools/wtd.php). На сайте зарегистрированы 4437 систематиков растений и животных. Поиск осуществляется по фамилии, по институту, стране или по таксономической группе.

Сайты Гербариев

Гербарии России/Index herbariorum rossicum. База доступна на сайте Ботанического института РАН (http://www.binran.spb.ru/projects/herbaria/index.html).

Электронный путеводитель по гербарию сосудистых растений. База доступна на сайте Ботанического института РАН (http://www.binran.spb.ru/projects/di_guide/index.htm) или Миссурийского ботанического сада (http://www.mobot.org/MOBOT/Research/Leguide). Иллюстрированный каталог содержит 2400 гербарных видов из 140 основных коллекций, хранящихся в Гербарии БИН РАН. Среди гербарных образцов представлено 214 типов, 75 аутентиков.

Type collection of Lomonosov Moscow state university herbarium. На сайте Московского гос. университета Herba (http://herba.msu.ru).

C. B. Trinius gramineae herbarium (http://www.nmnh.si.edu/botany/projects/grass/Triniuscatalog.pdf).

Типовой гербарий лишайников на сайте Ботанического института РАН (http://www.binran.spb.ru/infsys/li_type).

Гербарные коллекции, коллекторы и гербарное дело в России и сопредельных государствах: Библиографический обзор (http:// www.rasl.ru/e_resours/Gerbary_bin/index.html). Библиография помещена на сайте Библиотеки Российской академии наук.

Каталоги ботанических коллекций в Интернете (сосудистые растения) (http://umbelliferae.cs.msu.su/index.php?menu_item_id=7) (информация до 2001 г.). Автор проекта Т. А. Остроумова. Разделы каталога: Типовые образцы в гербариях; Списки гербарных образцов. Анализ представленных ресурсов можно найти в статье Остроумовой (2000).

Index herbariorum (http://207.156.243.8/emu/ih/index.php) или (http://sciweb.nybg.org/science2). Электронная версия изданий (Index herbariorum... Pt 1 (1990); Index herbariorum... Pt 2 (1954—1988).

Resource identification for a biological collection information service in Europe (http://www.bgbm.fu-berlin.de/biocise/DataBase/default.htm). Имеются краткие сведения о гербариях европейских стран. Сведений о российских гербариях на сайте нет.

Kew herbarium catalogue (http://www.kew.org/herbcat/navigator.do).

Historical botanical collections (http://linnaeus.nrm.se/botany/welcome.html.en).

Автографы

Автографы коллекторов Гербария МГУ. На сайте *Московского гос. университета* (http://herba.msu.ru/pictures/handwritings/index.html).

Автографы Линнея и ботаников его окружения (http://linnaeus.nrm.se/botany/fbo/hand/welcome.html.en).

Chirographum historicum (http://www.cals.ncsu.edu/botany/ncsc/chiro). Коллекция автографов ботаников на вэб-сайте совместного Интернет-проекта ведущих гербариев США.

Терминологические и латинские словари

Словарь ботанических терминов (http://www.cnshb.ru/AKDiL/0017/default.shtm). Электронная версия одноименного словаря под общей редакцией И. А. Дудки (Словарь..,1984).

Словарь терминов ботанической номенклатуры (http://www.cnshb.ru/AKDiL/0036/default.shtm). Составлен на основе публикации М. Э. Кирпичникова (1998).

Этимологические характеристики терминов (http://www.cnshb.ru/AKDiL/0017/head/et/et.shtm).

Электронный словарь «Латинские названия растений» (http://www.cnshb.ru/AKDiL/cards/default.shtm). Русско-латинский и латинско-русский словарь названий растений.

Botanical glossaries (http://www.deh.gov.au/biodiversity/abrs/online-resources/glossaries). Толковый словарь составлен The Australian government department of the environment and heritage.

Angiosperm phylogeny Website: *GLOSSARY* (http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/welcome.html). Терминологический словарь на английском языке Миссурийского ботанического сада.

Glossary for plant morphology (http://www.csupomona.edu/~jcclark/classes/bot125/resource/glossary/index.html). Электронная версия 6-й главы «Vascular plant systematics» (Radford et al., [1974]).

Dictionary of botanical epithets (http://www.winternet.com/~chuckg/dictionary.html).

Glossary of roots of botanical names (http://garden-gate.prairienet.org/ botrts.htm).

Phytography — morphological evidence, a categorized glossary (http://www.ibiblio.org/botnet/glossary).

Glossary of pollen and spore terminology (http://www.biol.ruu.nl/~palaeo/glossary/glos-tin.htm).

Bryological glossary (http://www.mobot.org/MOBOT/tropicos/most/Glossary/glosefr.html). Сайт Миссурийского ботанического сада. Содержит 1181 толкование английских терминов с указанием их этимологии и переводом терминов на французский, немецкий и испанский языки.

Genome glossary (http://www.ornl.gov/TechResources/Human_Genome/glossary). Терминологический словарь генетических терминов.

Русско-латинский словарь (http://ruslat.by.ru).

Latin dictionary and grammar aid (http://archives.nd.edu/latgramm.htm).

Универсальная десятичная классификация

На сайте «Государственная система научно-технической информации» (http://www.gsnti-norms.ru/norms) доступны таблицы официального российского эталона кодов Универсальной десятичной классификации (УДК) по состоянию на 2001 г.

Стандарты по информации, библиотечному и издательскому делу

Данные стандарты (ГОСТы), так же как и таблицы кодов УДК, выложены на сайте «Государственная система научно-технической информации» (http://www.gsnti-norms.ru/norms/norms/0top.htm#stands.htm) (по состоянию на

2002 г.). Наиболее важными являются следующие ГОСТы: 7.1—84 «Библиографическое описание документа. Общие требования и правила составления»;[3] 7.12—93 «Библиографическая запись. Сокращение слов на русском языке. Общие требования и правила»; 7.18—79 «Библиографическое описание картографических произведений»;[4] 7.62—90 «Знаки для разметки оригиналов и исправления корректируемых и пробных оттисков. Общие требования»; 7.79—2001 «Правила транслитерации кирилловского письма латинским алфавитом»; 7.82—2001 «Библиографическая запись. Библиографическое описание электронных ресурсов. Общие требования и правила составления».

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность И. В. Татанову за активную помощь в написании данного сообщения, В. С. Шнеер за предоставление более 30 интернетных адресов, Н. К. Котеевой, О. А. Гавриловой, А. В. Хваль, Н. В. Малышевой, С. Н. Шереметьеву, О. М. Афониной, Е. А. Брагиной, В. Ю. Нешатаевой за предоставление адресов ресурсов, которыми пользуются в их лабораториях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ[5]

Алексеев Ю. Е., Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В., Никитина С. В. Лесные травянистые растения. Биология и охрана: Справочник. М., 1988. 223 с.

Анисимова О. В., Барсукова Т. Н. Микология в Интернете // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37. Вып. 4. С. 96—100.

Баландин С. А., Игнатов М. С., Комаров А. С. и др. О некоторых базах данных по номенклатуре растений в сети Интернет // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 3. С. 71—74.

Вульф Е. В., Малеева О. Ф. Мировые ресурсы полезных растений. Пищевые, кормовые, технические, лекарственные и др.: Справочник. Л., 1969. 565 с.

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Луговые травянистые растения. Биология и охрана: Справочник. М., 1990. 183 с.

Кирпичников М. Э. Аннотированный словарь терминов и понятий, употребляемых в ботанической номенклатуре // Кирпичников М. Э. Справочное пособие по систематике высших растений. СПб., 1998. Вып. 3. С. 130—158.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 591 с.

Новаковский А. Б. Обзор современных программных средств, используемых для анализа геоботанических данных // Растительность России. 2006. № 9. С. 86—95.

Остроумова Т. А. Интернет и ботанические коллекции // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 123—125.

Остроумова Т. А., Леонов М. В., Пименов М. Г. Таксономические базы данных по ботанике в Интернете [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.botanik.cs.msu.su/NS/ostroumo.htm.

Словарь ботанических терминов / Под общ. ред. И. А. Дудки. Киев, 1984. 307 с.

Соколов Д. Д. Рецензия // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 2. С. 349—352. — Рец. на CD-ROM: Species 2000 and ITIS catalogue of life: 2005 annual checklist [Electronic resource] / Eds F. A. Bisby, M. A. Ruggiero, K. L. Wilson, M. Cachuela-Palacio, S. W. Kimani, Y. R. Roskov, A. Soulier-Perkins, J. Van Hertum. Reading, U. K.: Species 2000. CD-ROM.

Turczaninowia / Алт. гос. ун-т, Юж.-Сиб. бот. сад. Барнаул, 1998— . Т. 1 —.

Уотила П. Euro+Med PlantBase — информационная система по европейским и средиземноморским растениям // Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы. М.; СПб., 2005. С. 88.

Фишер А. М. Обзор электронных каталогов крупнейших зарубежных научных информационных центров // НТИ.Сер. 1. 2004. № 9. С. 28—34.

[3, 4] С 2004 г. заменен на ГОСТ 7.1—2003 «Библиографическая запись. Библиографическое описание. Общие требования и правила составления».

[5] В списке литературы даны не все издания, электронные версии которых приведены в статье. В списке нет библиографических описаний Флор, редких книг и многих других источников.

Флора Средней России: Аннот. библиогр. / В. Н. Тихомиров, И. А. Губанов, И. М. Калиниченко, Р. А. Лозарь; Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1998. 191 с.

Флора Средней России: Аннот. библиогр. 1-е доп. / И. А. Губанов, И. М. Калиниченко, А. В. Щербаков. М., 2002. 60 с.

Флора Средней России: Аннот. библиогр. 2-е доп. / И. М. Калиниченко, В. С. Новиков, А. В. Щербаков. М., 2006. 78 с.

Якимов В. И., Ефременкова В. М., Севастьянов В. Г. Поиск в Интернете электронных ресурсов по узкотематическим направлениям. Методика оценки информативности и достоверности научных сайтов // НТИ. Сер. 1. 2006. № 1. С. 19—24.

Authors of plant names: A list of authors of scientific names of plants, with recommended standart forms of their names, including abbreviations / Ed. by R. K. Brummitt and C. E. Powell. Kew, 1992. 732 p.

B-P-H. Botanico-periodicum-huntianum / Ed. by G. H. M. Lawrence et al. Pittsburg, 1968. 1063 p.

BPH-2: Periodicals with botanical content / Comp. Gavin D. R. Bridson. 2nd ed. Pittsburgh, 2004. Vol. 1—2. 1470 p.

Chapman A. D. Australian plant name index. Canberra, 1991. Vol. 1—4. 3055 p. (Australian flora and fauna series; № 12—15).

Curtis's botanical magazine. London, 1787—1807. T. 1—26. — Первые 14 томов вышли под названием: The botanical magazine.

Index herbariorum: Guide to the location and contents of the world's public herbaria. Pt 1. The herbaria of the world / P. K. Holmgren, N. H. Holmgren, L. C. Barnett. 8th ed. New York, 1990. 693 p. (Regnum vegetabile; Vol. 120).

Index herbariorum: Guide to the location and contents of the world's public herbaria. Pt 2. Collectors. Utrecht, 1954—1988. Pt 2 [1]—2(7). 1213 p. (Regnum vegetabile; Vol. 2, 9, 86, 93, 109, 114, 117).

Index kewensis plantarum phanerogamarum nomina et synonyma omnium generum et specierum a Linnaeo usque ad annum MDCCCLXXV complectens nomine recepto auctore patria unicuique plantae subjectis sumptibus beati Caroli Roberti Darwin ductu et consilio Josephi D. Hooker confecit B. Daydon Jackson. Oxonii, [1893]—1895. T. 1—2.

Index kewensis plantarum phanerogamarum.... Oxonii, 1901— . Suppl. 1— .

Index nominum genericorum (plantarum) / Ed. by E. R. Farr, J. A. Lessens and F. A. Stafleu. Utrecht; The Hague, 1979. Vol. 1—3. 1896 p. (Regnum vegetabile; Vol. 100—102).

Index nominum genericorum (plantarum). Suppl. 1 / Ed. by E. R. Farr, J. A. Leussink & Gea Zijlstra. The Hague; Boston, 1986. 126 p. (Regnum vegetabile; Vol. 113).

Index to plant chromosome numbers. St. Louis, 1981—2003. (Monographs in systematic botany from the Missouri botanical garden; Vol...). — [3a] 1975—78. — 1981. (...; Vol. 5); [3a] 1979—1981. — 1984. (...; Vol. 8); [3a] 1982—83. — 1985. (...; Vol. 13); [3a] 1984—85. — 1988. (...; Vol. 23); [3a] 1988—89. — 1991. (...; Vol. 40); [3a] 1986—87. — 1990. (...; Vol. 30); [3a] 1990—91. — 1994. (...; Vol. 51); [3a] 1992—93. — 1996. (...; Vol. 58); [3a] 1994—1995. — 1998. (...; Vol. 69); [3a] 1996—1997. — 2000. (...; Vol . 81); [3a] 1998—2000. — 2003. (...; Vol. 94).

The Kew record of taxonomic literature relating to vascular plants. — London, 1974— . For 1971.

Names in current use for extant plant genera : NCU-3 / Comp. and ed. by W. Greuter, R. K. Brummitt, E. Farr. Koenigstein, 1993. 1464 p. (Regnum vegetabile; Vol. 129).

Radford A. E. et al. Vascular plant systematics. New York, [1974]. 891 p.

Schmidt D., Allison M. M., Clark K. A. et al. Guide to reference and information sources in plant biology. 3rd ed. Westport (Ct.); London, cop. 2006. 282 p. (Reference sources in science and technology).

Stafleu F. A., Cowan R. S. Taxonomic literature: A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types. 2nd ed. Bohn etc., 1976—1988. Vol. 1—7.

Stafleu F. A., Mennega E. A. Taxonomic literature: A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types. Supplement. Königstein, 1992— . Suppl. 1— .

Vascular plant families and genera: A listing of the genera of vascular plants of the world according to their families, as recognised in the Kew Herbarium, with an analysis of relationships of the flowering plant families according to eight systems of classification / Comp. by R. K. Brummitt. Kew, 1992. 804 p.

Wiersema J. H., León B. World economic plants: A standard reference. Boca Raton (Florida), 1999. 749 p.

SUMMARY

Cited are 220 russian and foreign modes of access to online bibliographic databases searchable using keywords; online public-access library catalogues; reference books and rare books online; portals and databases on various fields of botany; databases on terminological and language (Latin) glossaries; Universal Decimal Classification (Russian version); standarts in information, library and publishing activities.

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 58 : 061.231

© **М. Г. Буинова**

БУРЯТСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РБО В 2003—2005 гг.

M. G. BUINOVA. THE BURYAT BRANCH
OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY IN 2003—2005

Институт биологии Бурятского НЦ СО РАН
670042 Улан-Удэ, ул. Сахъяновой, 6
Поступила 29.03.2007

Число членов Бурятского отделения РБО на январь 2005 г. составляет 31 человек. Работой отделения руководит правление, переизбранное в 2000 г. Председатель отделения Т. Г. Бойков, ученый секретарь М. Г. Буинова, казначей М. И. Кирикова, председатель ревизионной комиссии И. Р. Сэкулич. В истекшем году приняты заявления от 2 сотрудников Института общей и экспериментальной биологии и кафедры ботаники Бурятского государственного университета.

В течение 2003—2005 гг. проведено 20 заседаний.

На майском заседании 2003 г. был заслушан доклад **Д. Санданова** «Некоторые особенности биоморфологии длиннокорневищных растений».

В июне 2003 г. обсуждалась работа аспирантки лаборатории и геоботаники ИОЭБ СО РАН **М. В. Бахановой** «Биоэкологические особенности перспективных сортов яблони в условиях Западного Забайкалья». Проделана большая работа по выявлению экологических особенностей наиболее засухо- и морозоустойчивых сортов при их районировании.

Сентябрьское заседание было посвящено выступлениям делегатов XI съезда РБО, проходившем 17—27 августа 2003 г. в г. Новосибирске. Были заслушаны доклады делегатов **О. А. Аненхонова** о программе работы XI съезда, а также о работе секции геоботаники и впечатления об экскурсии в предгорьях Западного Алтая; **Т. П. Анцуповой** о работе секции экофизиологии и биохимии растений, о проблемах ботанического образования и личных впечатлениях об экскурсии в Горный Алтай; **К. И. Осипова** о работе секции по сосудистым растениям; **С. Э. Будаевой** о работе секции по жизненным формам. На этом же заседании **С. Э. Будаева** поделилась своими впечатлениями о конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии», проходившей в Барнауле в 2003 г.

Члены БО принимают активное участие в международных конференциях, семинарах и получают приглашения на стажировки.

О. А. Аненхонов в июле 2003 г. принял участие в Российско-Американском методическом семинаре по геоинформационным системам, проводившемся в Университете г. Willkes-Barre, Пенсильвания, США, о чем доложил на заседании Отделения в сентябре того же года.

В декабре 2003 г. был заслушан отчет **Д. Санданова** о стажировке в г. Биг Пайн Ки (штат Флорида, США) по программе SABIT совместно с Seacamp Associa-



Рис. 1. Экспедиция на Шуфанское плато (июль 2005 г.). Д. Санданов у кирказона маньчжурского.

tion Inc, где ему довелось работать с тропической флорой и растительностью. Группа островов Флорида Кис (Florida Keys), где расположен г. Биг Пайн Ки, знаменита уникальными видами растений и редкими растительными сообществами. В 2004 г. Д. Санданов принял участие в экспедиции в Уссурийском заповеднике, а июле 2005 г. — в экспедиции на Шуфанское плато (рис. 1).

В 2004 г. все члены Бурятского отделения совместно с сотрудниками лаборатории флористики и геоботаники Института общей и экспериментальной биологии (ИОЭБ) работали в подготовке и проведении Всероссийской научной конференции с международным участием «Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии», которая проходила с 7 по 10 сентября 2004 г. в г. Улан-Удэ. В работе конференции приняли участие ученые из многих городов России и стран СНГ — Казахстана, Узбекистана, Украины и Белоруссии и зарубежных стран — Монголии и Китая. На конференции обсуждались проблемы сохранения растительного покрова в экстремальных условиях территории Внутренней





Рис. 2. На Международном биологическом симпозиуме (Нанкин, Китай, 2005). В зале заседаний (вверху), выступает Д. Я. Тубанова (внизу).

Азии, а также современного опыта и технологии оценки рационального использования растительного покрова и охраны ботанических объектов.

В июле—сентябре 2005 г. ботаниками (членами РБО) из ИОЭБ СО РАН (лаборатория флористики и геоботаники и лаборатория функционирования лесных экосистем) проведена экологическая оценка растительного покрова на планировавшемся Прибайкальском участке трассы нефтепроводной системы «Восточная Сибирь—Тихий океан». Одним из основных выводов этих исследований стало то, что строительство и функционирование нефтепровода на запланированном участке вызовет угрозу дестабилизации состояния растительного покрова на локальном уровне; в случае возникновения аварийных ситуаций возникнет угроза экологической катастрофы на региональном уровне, а с учетом возможной опасности для озера Байкал, являющегося участком мирового природного наследия, масштаб вероятной катастрофы выходит на глобальный уровень.

В октябре 2005 г. обсуждалась диссертация аспирантки лаборатории флористики и геоботаники ИОЭБ СО РАН **Г. В. Бурдуковской** «Флора бассейна р. Иволга и ее антропогенные изменения». Автором представлены результаты изучения по анализу флоры, особенности ее таксономической, хорологической, экологической, биоморфологической структуры.

В ноябре 2005 г. был заслушан отчет **Д. Я. Тубановой** о поездке в г. Нанкин (Китай), где она приняла участие в Международном бриологическом симпозиуме, посвященном 100-летию проф. Пан Чи-Чена (рис. 2). Симпозиум проходил с 25 по 31 октября 2005 г. Д. Я. Тубанова выступила с докладом «Bryophytes of Buryatia (Russua, East Siberia): History of Investigations and Preliminary Results» (Бриофиты Бурятии (Россия, Восточная Сибирь): история исследований и предварительные результаты) в соавторстве с Л. В. Бардуновым, С. Г. Казановским (рис. 2) Также ею в соавторстве с О. А. Аненхоновым был представлен доклад «Asian Species in the Moss Flora of Buryatia (East Siberia)» (Азиатские виды во флоре мхов Бурятии (Восточная Сибирь).

Членами БО за 2003—2005 гг. опубликованы статьи в журналах по различным проблемам ботаники. Вышли в свет монографии **Т. Г. Бойкова** «Уникальные объекты растительного мира Центральной Сибири: Разнообразие, пространственно временное распределение, особенности и перспективы охраны» (Новосибирск: Изд-во «Наука», 2005. 184 с.); **Т. Г. Бойкова, Ю. Д. Харитонова, Ю. А. Рупышева** «Степи Забайкалья. Продуктивность, кормовая ценность, рациональное использование и охрана» (Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2002. 230 с.); **К. И. Осипова** «Флора Витимского плоскогорья (Северное Забайкалье)» (Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2004. 117 с.); **Е. В. Алексеевой** «Эколого-биологические особенности *Astragalus propinquus* Schischk. в Западном Забайкалье» (Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 2004. 106 с.). Кроме того были опубликованы учебные пособия: **Л. К. Бардоновой** «Морфоанатомическая структура сосудистых растений. Учебное пособие по ботанике» (Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 2004. 146 с.); **Н. К. Бадмаевой, Б. Б. Намзалова** «Семейство *Poaceae* (*Gramineae*) — злаковые. Учебное пособие по ботанике». (Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 2004. 126 с.).

УДК 58 : 061.231

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 10

ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА В 2006 г.

Yu. I. MAN'KO, V. P. VERKHOLAT. THE PRIMORIE BRANCH OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY IN 2006

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостока, 159
Факс (4232) 310-193
E-mail: Verkholat@ibss.dvo.ru
Поступила 18.04.2007

На конец декабря 2006 г. в Приморском отделении РБО состояли на учете 149 человек. За отчетный год приняты в ряды Русского ботанического общества 12 молодых научных сотрудников Дальневосточного отделения РАН (Н. Н. Нарышкина, А. С. Шуклина, М. А. Афонин, Т. А. Евстигнеева, И. В. Козырь, Я. В. Болотова, М. Г. Иванчикова, А. А. Брижатая, В. Л. Калинкина, И. М. Родникова, И. Н. Саватеев, А. В. Копанина).

В течение года проведено 4 заседания, на которых решались организационные вопросы (прием в члены общества, вручение членских билетов), заслушано 3 научных и 1 информационный доклад.

Ноябрьское заседание было посвящено знаменательной дате — 100-летию со дня рождения известного дальневосточного ботаника **Дмитрия Петровича Воробьева**, стоявшего у истоков становления ботанической науки в Дальневосточном регионе, организатора Регионального гербария (VLA). **Н. С. Пробатова**, бывшая аспирантка Д. П. Воробьева, ныне доктор биологических наук, осветила наиболее значимые вехи в научной и личной жизни Д. П. Воробьева. Из личных архивов была представлена подборка фотографий, где Д. П. Воробьев изображен в экспедиционных условиях, на работе в стенах Биолого-почвенного института. Сотрудники библиотеки организовали выставку научных трудов Д. П. Воробьева. В конце заседания члены РБО обсудили возможность присвоения Региональному гербарию имя Д. П. Воробьева и приняли решение ходатайствовать перед ученым советом Биолого-почвенного института ДВО РАН поддержать эту инициативу.

На мартовском заседании **А. В. Ермошкин** (Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, г. Хабаровск) выступил с докладом «Флора береговых скал Среднего и Нижнего Амура». Докладчик представил на обсуждение оригинальные данные о составе и структуре флоры береговых скал Среднего и Нижнего Амура, вопросы топологии и синэкологии растительных сообществ береговых скал. Доклад получил общее одобрение.

На апрельском заседании **С. Б. Гончарова** (Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток) в докладе «Очитковые Сибири и Российского Дальнего Востока (систематика, биоморфология, филогения)» доложила результаты своих многолетних исследований морфологии, биоморфологии, систематики и филогении представителей подсемейства очитковых (*Sedoideae*) семейства толстянковых (*Crassulaceae*) флоры российского Дальнего Востока. Обобщены данные о возможностях культивирования видов подсемейства и перспективы их охраны. Сообщение вызвало оживленную дискуссию. Высокую оценку получил обширный материал, положенный в основу работы, и методы его обработки.

На майском заседании **Л. А. Федина** (Приморский край, Уссурийский заповедник им. В. Л. Комарова) сделала доклад на тему: «Эколого-географический анализ флоры и актуальные вопросы охраны растительности в Уссурийском заповеднике». Предложенный для обсуждения анализ флоры и растительности заповедника положен в основу диссертационной работы на соискание ученой степени кандидата биологических наук.

На майском заседании **Л. А. Мельникова** (Дальневосточный государственный морской заповедник) рассказала о работе III Международной конференции «Актуальные проблемы альгологии» (20—23 апреля 2005 г., г. Харьков, Украина) и «Рациональное использование и охрана водных ресурсов в изменяющейся окружающей среде» (г. Ереван, 2004 г.).

Уже по сложившейся давней традиции в конце года (22 декабря) были проведены очередные **60-е Комаровские чтения**, которые состоялись в конференц-зале Биолого-почвенного института ДВО РАН. Было сделано 3 доклада: «Растения как объект биотехнологии» (**Ю. Н. Журавлев**, БПИ ДВО РАН); «Флора бассейна р. Амур (российский Дальний Восток): таксономическое разнообразие и пространственные изменения систематической структуры» (**А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова**, БПИ ДВО РАН); «Хромосомные числа в семействе *Poaceae* и их значение для систематики, филогении, фитогеографии (на примере злаков российского Дальнего Востока)» (**Н. С. Пробатова**, БПИ ДВО РАН). Доклады подготовлены в очередное издание «Комаровских чтений».

Опубликован 53-й выпуск Комаровских чтений (Комаровские чтения. Вып. 53. Владивосток: Дальнаука, 2006. 155 с.), в который включены доклады, прочитанные на 58-х чтениях, посвященных памяти академика В. Л. Комарова, состоявшихся в г. Владивостоке 20—21 декабря 2004 г.

В августе (22—26) 2006 г. в г. Владивостоке на базе Биолого-почвенного института ДВО РАН работала Международная конференция «Лесные экосистемы Северо-Восточной Азии и их динамика», соучредителями которой были: Дальневосточное отделение РАН, Биолого-почвенный институт, Русское ботаническое общество, Приморское отделение. Спонсорскую поддержку конференции оказали ОАО «Тернейлес», ОАО «Приморские лесопромышленники», Дальневосточное отделение Российской академии наук. Общее количество участников конференции 148. Из них иностранных ученых (Япония, Китай, Южная Корея) 21, студентов 5, аспирантов 9, молодых ученых 33. В работе конференции принимали участие ученые из 20 городов Российской Федерации, представляющие интересы 21 научного института, 13 университетов, 3 ботанических садов и 2 заповедников. Наиболее многочисленная делегация представляла Институт леса им. В. Н. Сукачева (г. Красноярск). Было заслушано 27 докладов, часть материалов демонстрировалась в постерах, которых было 15. В числе пленарных докладов были заслушаны «Проблемы устойчивого лесопользования и сохранения биоразнообразия в Приморском крае» (**Ю. И. Манько, В. Н. Дюкарев, Б. С. Петропавловский**), «Лесной комплекс Дальнего Востока: внутренние и внешние проблемы развития» (**А. С. Шейнгауз**), «Кариологчиеский и изоэнзимный анализ лиственниц Сибири и Дальнего Востока России» (**Е. Н. Муратова** с соавторами), «Экспериментальные данные для характеристики горных лесов» (**А. П. Сапожников**). В целом в докладах, и в материалах, опубликованных в сборнике, отражен широкий круг вопросов, касающихся лесных экосистем Северо-Восточной Азии: классификации и структурно-функциональной организации, естественной и антропогенной динамики, генетики популяций основных лесообразователей и сохранения биоразнообразия, анатомии, морфологии и онтогенеза лесообразователей, разработки научных основ

устойчивого природопользования («Лесные экосистемы Северо-Восточной Азии и их динамика»: Материалы международной конференции. Владивосток: Дальнаука, 2006. 294 с.). Сборник представляет интерес для лесоводов, ботаников, экологов и других специалистов, работающих в области изучения лесов.

Во время конференции работала выставка детских рисунков, посвященная охране природы (руководитель изостудии художник А. В. Орехов) и демонстрировались прекрасные фотографии, посвященные природе Прибайкалья и орхидеям Байкала (Т. М. Быченко). После окончания конференции участники совершили экскурсию по девственным лесам Уссурийского заповедника, во вторичные леса и дендрарий Горно-таежной станции ДВО РАН и побывали на морской экскурсии на остров Русский.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 10)

PLANTAE VASCULARES

Стр.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2007. VOL. 92. N 10)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2007. Т. 92. № 10)

Стр.

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 10. 1481—1624.*